Über die photoelektrischen Potentialänderungen grüner Laubblätter und ihre Beziehung zur Photosynthese

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Würde eines Doktors der Philosophie

vorgelegt der

Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Universität Basel

von

Ilse Werner
aus Halle/Saale

1967

Büchler + Co AG Wabern – 1968

Genehmigt von der Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
auf Antrag der Herren Professoren Dr. M. Geiger-Huber
Dr. H. Zoller

Basel, den 2. Mai 1967

Prof. Dr. H. Huber, Dekan

Separatdruck aus «Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft»
1968, Band 78
(Als Sonderdruck ausgegeben am 23. Dezember 1968)

Über die photoelektrischen Potentialänderungen grüner Laubblätter und ihre Beziehung zur Photosynthese

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Würde eines Doktors der Philosophie

vorgelegt der

Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Universität Basel

von

Ilse Werner
aus Halle/Saale

Büchler + Co AG Wabern – 1968

Über die photoelektrischen Potentialänderungen grüner Laubblätter und ihre Beziehung zur Photosynthese

Von *Ilse Werner*

(Aus der Botanischen Anstalt der Universität Basel)

Manuskript eingegangen am 29. September 1967

Inhaltsangabe

Einleitung 100
Apparatur und Messmethode 101
Experimenteller Teil 104
Allgemeine Untersuchungen 104
Untersuchungen mit farbigem Licht 112
Untersuchungen an Herbstblättern 117
Die Infrarotstrahlung 121
Intermittierendes Licht 125
Unterschiede der photoelektrischen Adaptation in ganztägigen Versuchen 131
Untersuchungen über den Einfluss der Temperatur 136
Diskussion 145
Zusammenfassung 148
Literatur 150

Einleitung

Haake (1892: 28/29) erkannte, dass ausser Verletzung eines grünen Laubblattes auch Bestrahlung Potentialänderungen erzeugt. Er schliesst, dass diese Wirkung des Lichtes von Assimilationsprozessen abhängt.

A. D. Waller (1900, 1900) und sein Sohn J. C. Waller (1924, 1925, 1929) führten die ersten eingehenden Untersuchungen über dieses Phänomen durch.

Waller (1925: 532) kommt zu dem Schluss, indem er das gesamte vorliegende Versuchsmaterial heranzieht, dass... "The well-marked photoelectric response shown by various leaves and other green parts of plants is mainly or entirely dependent upon the metabolic activity of chlorophyll."

Diese Annahme, dass Photosynthese und photoelektrische Potentialänderungen in einer derart engen Beziehung stehen, soll in dieser Arbeit geprüft werden.

Literaturnachweise über photoelektrische Potentialänderungen an Algen sind in der Arbeit von Schilde (1966) und über diesbezügliche elektrochemische Untersuchungen in der Arbeit von Metzner (1951) zu finden. Ausführliche Besprechungen allgemeiner Art erfolgen in Rosene und Lund (1953). Theoretische Betrachtungen über die elektrischen Potentiale in der Pflanze sind bei Gilbert (1966) zu finden.

UNIV. LEIDEN BIBL.

Apparatur und Messmethode

Der Potentialverlauf

Das Mesophyll des Laubblattes besitzt ständig ein elektrisches Potential gegen Erde. Dieses wird nicht absolut gemessen, sondern die Untersuchungen beziehen sich lediglich auf die Messung der Zu- und Abnahme dieses vorliegenden Potentials. Diese Potentialänderungen werden in ihrer Betragsgrösse und ihrem zeitlichen Verlauf registriert, die registrierte Kurve nenne ich *Potentialverlauf*.

Messanordnung (Abb. 1)

Das vorliegende Potential wird extrazellulär mit einem statischen Voltmeter gemessen (VE). Die Vorteile der statischen Spannungsmessung werden im nächsten Abschnitt besprochen. Es wird ein Vibrationselektrometer verwendet, das im Institut für angewandte Physik (Prof. E. Baldinger) der Universität Basel für diese Messungen seinerzeit gebaut wurde (Christ, 1955). Es kann auf 8 Empfindlichkeitsbereichen verwendet werden, im empfindlichsten Bereich entspricht 1 Skalenteil 10^{-2} mV. Die Registrierung des Potentialverlaufes erfolgt mit einem Nachlaufschreiber der Firma Dr. B. Lange, Berlin, der über ein Multiflex-Spiegelgalvanometer (GA) der gleichen Firma mit dem Vibrationselektrometer verbunden ist; das Galvanometer wird nur für die Registrierung benötigt. Der Kontakt zur Pflanze wird mit den unpolarisierbaren Elektroden E(1) und E(2) hergestellt; sie werden später genauer beschrieben. Die Elektrode E(1) stellt den Kontakt zwischen der Unterseite des verwendeten Blattes und dem Vibrationselektrometer her. Die symmetrisch gebaute Elektrode E(2) ist, ebenso wie der zweite Pol des Vibrationselektrometers, geerdet. Sie steckt in der Blumentopferde, da es gleichgültig ist, ob sie sich am Blattstiel, am Pflanzenstengel oder in der Topferde befindet (Christ, 1955: 507). Abgeschnittene Blätter werden stets in Leitungswasser gestellt, in das auch die Elektrode gegen Erde eingetaucht ist. Eine derartige Veränderung beeinflusst nach Angaben von Christ

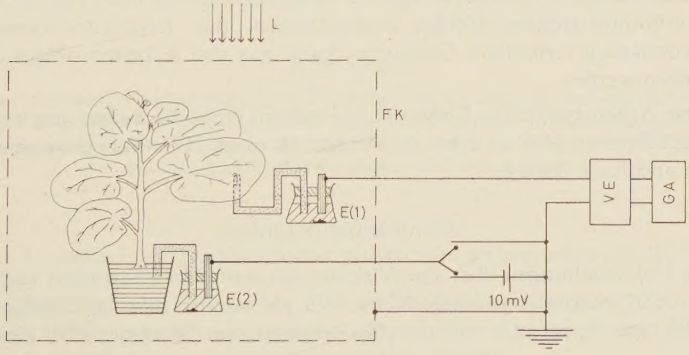


Abbildung 1

Messanordnung. E(1) und E(2) Elektroden, FK Faraday-Käfig, GA Galvanometer mit registrierendem Nachlaufschreiber, VE Vibrationselektrometer, L Licht

(1955: 516) und auch nach eigenen Messungen den Potentialverlauf nicht. Es wird jeweils im Text erwähnt, ob ganze Pflanzen oder abgeschnittene Blätter verwendet werden. Die Pflanzen und die Elektroden stehen in einem Faraday-Käfig, um jede Störung von aussen bei diesen empfindlichen Messungen auszuschliessen.

Statische Spannungsmessung

Betrachten wir den Fall, wie er bei allen unsern Messungen vorliegt, dass nämlich durch Bestrahlung eine Veränderung der Potentialdifferenz zwischen Blatt und Erde erfolgt. Misst man diese Potentialdifferenz mit einem Galvanometer, so wird durch die Stromentnahme die an den Elektroden vorhandene Spannung verändert und zudem in den natürlichen Ablauf der elektrischen Vorgänge in der Pflanze eingegriffen.

Bei der elektrostatischen Spannungsmessung liegen die Verhältnisse ganz anders. Es wird die Spannung zwischen zwei Elektroden gemessen, ohne dass dabei ein Strom durch das Messinstrument fliesst; deshalb können die in der Pflanze vorliegenden elektrischen Spannungen exakt gemessen werden. Diese Methode wurde für meine Messungen gewählt.

Elektroden

Von grosser Bedeutung ist die Art, wie der Kontakt vom Elektrometer zum Pflanzengewebe hergestellt wird. Parkinson (1966) erörterte in seiner Arbeit dieses Problem eingehend. Die von ihm entwickelte Elektrode, die für die Messung sehr kleiner Potentiale verwendet wird, entspricht zum Teil der von Christ (1955) gebauten Elektrode. Letztere wurde für meine Untersuchungen verwendet und sei kurz beschrieben.

Das geerdete Kabel des Vibrationselektrometers ist an einen Zinkstab angeschlossen, der in eine gesättigte Zinksulfatlösung taucht. Durch ein mit 1/10n KCl-Agar angefülltes Glasrohr wird der Kontakt zu einer 1/50m KH_2PO_4-Lösung hergestellt und von dieser mittels eines dünnen Baumwollfadens, der die Pufferlösung aufsaugt, der Kontakt zur Unterseite des Blattes. Auf diese Weise entsteht ohne Verletzung des Blattes guter Kontakt. Für meine eigenen Messungen wurde noch ein mit der Pufferlösung kommunizierendes Gefäss angeschlossen, das Konzentrationsänderungen durch Verdunstung verhindert. Genaueres kann aus den Arbeiten obiger zweier Autoren ersehen werden.

Für diese Arbeit besitzt die Elektrode bei weitem nicht die Bedeutung wie für absolute Potentialmessungen, da hier die Änderung eines Potentials gemessen wird und nicht sein absoluter Betrag.

Monochromatoranlage

Für die Untersuchungen über die Wirkung des monochromatischen Lichtes wurde eine Monochromatoranlage eingerichtet. Sie sei bereits hier beschrieben. Bei der Einrichtung der Apparatur wurden die Arbeiten von Mohr (1959, 1960) berücksichtigt.

Als Lichtquelle wird der Lichtbogen (1) einer Gleichstromkohlenbogenlampe mit automatischer Regulation verwendet. Die Strahlen werden von einer Konvexlinse (2) gesammelt, durchlaufen fast parallel eine mit destilliertem Wasser gefüllte, 7 cm

dicke Küvette (3), werden von zwei weiteren Konvexlinsen (4 und 5) gesammelt, so dass der Brennpunkt in die Öffnung der Lochblende (6) zu liegen kommt. Anschliessend befindet sich ein Objektivlinsensystem (7), das direkt das parallele Licht liefert. Nach einem Schieber (8), der zum Verdunkeln dient, ist ein Filterhalter angebracht für ein Interferenz-Wärme-Reflexionsfilter (Typ Calfex-C, Firma Balzers), ein Wärmeabsorptionsfilter der Firma Zeiss (9) und für die nun je nach Bedarf einzuschiebenden Interferenz- und Graufilter (10). Der Strahl des monochromatischen Lichtes wird in einer Röhre durch die Wand (11) in den Versuchsraum geleitet und dort mit einem Oberflächenspiegel (12) (Typ Alflex-A, Firma Balzers) unter dem Reflektionswinkel von 45° auf das Laubblatt geworfen. Als Interferenzfilter wurden die von der Firma Balzers, Liechtenstein, hergestellten monochromatischen Interferenzfilter Filtraflex-B-20 und Filtraflex-B-40 verwendet. (Halbwertsbreite: 3–4 nm bzw. 5–7 nm, maximale Durchlässigkeit: 16–27% bzw. 35–45%.) Die Lichtenergie wurde mit einer kompensierten Mollschen Thermosäule der Firma Kipp & Zonen, Utrecht, gemessen. (Die Lichtenergie 1 W/m² erzeugt die Thermospannung 12,2 mV.)

In diesem Messinstrument ist der Thermosäule, welche die einfallende Strahlung empfängt, eine zweite entgegengeschaltet. Dadurch werden äussere Störungen bis auf ein Minimum reduziert.

Da die vom Kohlenbogen ausgestrahlte Lichtenergie nicht ganz konstant ist, wird die Thermospannung mit einem hochempfindlichen, registrierenden Mikrovoltmeter, dem Mikrographen Modell BD der Firma Kipp & Zonen, Utrecht, laufend registriert.

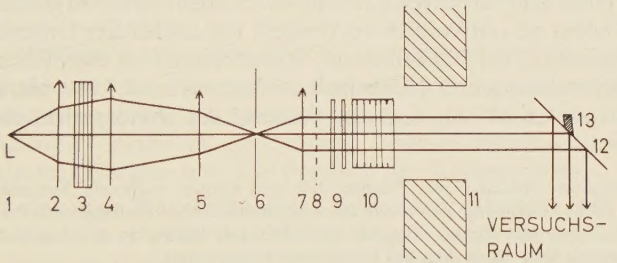


Abbildung 2

Monochromatoranlage. 1 Lichtquelle, 2, 4, 5 Sammellinsen, 3 Küvette mit destilliertem Wasser, 6 Blende, 7 Objektivlinsensystem, 8 Schieber zum Verdunkeln, 9 Infrarotreflexionsspiegel und Infrarotabsorptionsfilter, 10 Filterhalter für Interferenz- und Graufilter, 11 Wand des Versuchsraumes, 12 Oberflächenspiegel, 13 Thermosäule

Untersuchte Organismen und Kultur von *Pelargonium zonale*

Die am eingehendsten untersuchte Pflanze ist *Pelargonium zonale* (L.) Aiton. Je nach dem Gesichtspunkt der Untersuchung wurde eine Anzahl weiterer Pflanzen zu Experimenten herangezogen, die im Text erwähnt werden.

Da die Haltung der Pflanze einen Einfluss auf die Messresultate besitzt, wurde *Pelargonium zonale* unter genau definierten Bedingungen gezogen. Die Versuchspflanzen, es waren je nachdem 8–15 Pflanzen, wuchsen in einer Dunkelkammer.

Nachts wurden sie von 20–8 Uhr mit 4 Fluoreszenzröhren der Firma Philips (Typ TL 40 W/34, de Luxe) mit der Lichtintensität 9500 Lux bestrahlt. Während der Belichtungszeit betrug die Temperatur 23,5 °C und während der Dunkelzeit 20 °C. Es gab für die Pflanzen keinen jahreszeitlichen Rhythmus, weder in der Tageslänge noch in der Temperatur. Wurde eine Versuchspflanze aus dem Gewächshaus in diese Verhältnisse gebracht, so zeigte sich über etwa 3 Wochen eine Änderung der Messresultate. Deshalb wurden die Pflanzen erst nach 5 Wochen zu Messungen verwendet. Während des Tages, also der künstlichen Dunkelzeit für die Pflanzen, wurden die Messungen durchgeführt.

Experimenteller Teil

Allgemeine Untersuchungen

Das Ruhepotential

Befindet sich das Laubblatt einer Pflanze für längere Zeit unter gleichbleibenden Bedingungen, so stellt sich ein konstantes Potential gegen Erde ein; man nennt es Ruhepotential. In diesem Zustand befinden sich alle Vorgänge, die eine Potentialänderung bewirken, im Gleichgewichtszustand (stady state). Es ist negativ und liegt bei *Pelargonium zonale* in der Grössenordnung –60 mV.

Das Ruhepotential ist jedoch nicht ganz konstant, sondern schwankt ständig um seinen Betrag. Diese Schwankungen sind sehr verschieden. Selbst bei gleichen Versuchsbedingungen ändern sie von Versuch zu Versuch. Ein eindeutiger Unterschied konnte zwischen Ruhepotential bei Dunkelheit und Ruhepotential bei Bestrahlung festgestellt werden. Die Schwankungen in Dunkelheit können bis zu 0,7 mV betragen, die bei Bestrahlung bis zu 1,6 mV. Sie sind also während der photosynthetischen Aktivität erheblich grösser.

Diese Schwankungen finden in der Pflanze statt und können nicht als Apparaturfehler interpretiert werden, da sie erstens nur dann auftreten, wenn annähernd Ruhepotential vorliegt, und da sie zweitens bei fortlaufender Registrierung im Licht-Dunkel-Wechsel in dem bei Licht registrierten Ruhepotential grösser sind als in dem bei Dunkelheit registrierten.

Potentialänderungen

Es gibt verschiedene Möglichkeiten, im Gewebe eines Laubblattes elektrische Potentialänderungen hervorzurufen. Bei Berührung, Verletzung oder Reizung treten Aktionspotentiale auf; bei Bestrahlung und Bestrahlungsunterbruch sowie bei Lichtintensitätsänderung treten die sogenannten photoelektrischen Potentialänderungen auf. Potentialänderungen auf diese Weise zu erzeugen ist nur eine unter anderen Möglichkeiten. Potentialänderungen bei O_2-Entzug zeigen die Untersuchungen von Haake (1892) und Klein (1898). In eigenen Untersuchungen wurde festgestellt, dass Temperaturänderung sowohl in Dunkelheit als auch während der Bestrahlung des Laubblattes Potentialänderung zur Folge hat; genauere Angaben siehe unter Temperaturuntersuchungen. Es zeigte sich weiter, dass CO_2-Gehaltserhöhung während der Bestrahlung eine positive und CO_2-Gehaltsabnahme eine negative Potentialänderung bewirkt.

Potentialänderungen können jederzeit, auch dann, wenn bereits grössere Potentialänderungen ablaufen, zusätzlich erzeugt werden. Somit kann eine Überlagerung von verschiedenen elektrischen Erscheinungen vorliegen.

Aus diesen Tatsachen ergibt sich, dass immer dann Potentialänderungen auftreten, wenn sich die Photosyntheserate ändert, nämlich bei Änderung des CO_2-Gehaltes und der Lichtintensität. Da aber nach einigen Stunden Dunkelheit auch Änderung der Temperatur Potentialänderung bewirkt, treten nicht nur dann Potentialänderungen auf, wenn sich die Photosyntheserate ändert.

Die photoelektrische Adaptation von *Pelargonium zonale*

Wird die Oberseite eines ausgewachsenen grünen Laubblattes, an dessen Unterseite die Elektrode anliegt, bestrahlt, so ist eine charakteristische Potentialänderung zu beobachten. Ebenso erfolgen Potentialänderungen bei Bestrahlungsunterbruch. Diese Erscheinung wurde bis heute photoelektrischer Effekt genannt, ich nenne sie *photoelektrische Adaptation*. Den Potentialverlauf, der während der Bestrahlung vorliegt, bezeichne ich der Einfachheit halber mit *Lichtkurve*, denjenigen, der in Dunkelheit vorliegt, mit *Dunkelkurve*.

Pelargonium zonale ist die von mir am meisten verwendete Pflanze, an ihr sei diese Erscheinung kurz charakterisiert (Abb. 3).

Sofort nach Bestrahlungsbeginn kann eine kleine Potentialänderung in positiver Richtung auftreten. Bereits nach etwa 4 Sekunden wird der Maximalwert von höchstens 0,8 mV erreicht. Diese kleine anfängliche Potentialänderung nenne ich *Haken*. Er ist nicht immer vorhanden, sein Auftreten scheint zum Teil von den Versuchsbedingungen abhängig zu sein; siehe auch in Temperaturuntersuchungen (s. 136 ff.).

Darauf verändert sich das Potential in negativer Richtung und erreicht nach 1 bis 2 Minuten einen Minimalwert, den ich mit *Minimalpotential* der Lichtkurve bezeichne. Unter seinem Betrag verstehe ich die Differenz zwischen dem Potential der Dunkelkurve vor Bestrahlungsbeginn und dem Potential des Minimalwertes.

Darauf tritt eine neue Potentialänderung in positiver Richtung auf, und es wird ein zweiter Extremwert erreicht, den ich mit *Maximalpotential* der Lichtkurve bezeichne. Sein Betrag sei wiederum die Differenz zwischen dem Potential vor Bestrahlungsbeginn und dem Potential des Maximalwertes.

Die Lichtkurve geht dann direkt oder nach weiteren Potentialänderungen in den Wert des Ruhepotentials über.

Für die Dunkelkurve liegt kein derartig charakteristischer Verlauf vor. Sie kann je nach der Wahl der Versuchsbedingungen ganz verschieden sein. Vor allem besitzt die vorangehende Bestrahlungsdauer einen entscheidenden Einfluss; siehe auch die Untersuchungen mit intermittierendem Licht (S. 125 ff.). – Allerdings liegt bei Beibehaltung der Versuchsbedingungen und der Bestrahlungs- und Dunkelzeiten bei zwei aufeinanderfolgenden Dunkelkurven ungefähr der gleiche Verlauf vor.

Potentialaufbau und Potentialabbau

Werden in einem System mehrere Potentiale aufgebaut, so addieren sie sich entsprechend ihrem Vorzeichen zu einem resultierenden Potential. Deshalb dürfen wir

nicht annehmen, dass das Potential im pflanzlichen Organismus durch einen einzigen Vorgang festgelegt wird, sondern es besteht ebenso die Möglichkeit, dass es das Resultat von mehreren elektrischen Vorgängen in der Pflanze ist. Das gemessene Potential ist deshalb die Summe von einer bis jetzt noch unbekannten Anzahl elektrischer Vorgänge im pflanzlichen Organismus.

Jede Potentialdifferenz ist eine Energiespeicherung. Sie hat entsprechend dem Entropiegefälle das Bestreben, sich auszugleichen. Dieser Energieausgleich kann, ebensowenig wie beim Potentialaufbau, unendlich schnell erfolgen. Die Geschwindigkeit, mit der sich dieser Energieausgleich vollzieht, wird durch die elektrischen und elektrochemischen Eigenschaften des Mediums bestimmt, in dem sich die Potentiale aufbauen. Es ist nicht bekannt, auf welche Weise dieser Ausgleich stattfindet.

Neben einem ständigen Aufbau von Potentialen liegt deshalb ein dauernder Abbau derselben nach einer unbekannten zeitlichen Gesetzmässigkeit vor, so dass dauernd zwei Tendenzen in entgegengesetzter Richtung vorhanden sind. Das Potential, das wir messen, wird in jedem Augenblick von beiden Vorgängen bestimmt.

Reproduzierbarkeit der photoelektrischen Adaptation und Versuchsdurchführung

In Abbildung 3, a–c, ist die photoelektrische Adaptation von 3 Versuchen abgebildet. In Abbildung 3 sind a und b die Kurven der gleichen Versuchspflanze, wobei 4 Tage zwischen beiden Messungen liegen. Für Abbildung 3 c wurde eine andere Versuchspflanze verwendet. Die Messung erfolgte für alle 3 Kurven folgendermassen:

Es wurden möglichst ähnliche Blätter an den Pflanzen ausgewählt. Die Versuchspflanzen, *Pelargonium zonale*, wurden seit etwa 1,5 Monaten unter den künstlichen, im methodischen Teil beschriebenen Bedingungen gehalten. 1 Stunde vor der Messung wurde infrarotfrei mit 50000 Lux bestrahlt und ½ Stunde vor der Messung das Licht abgelöscht. Die Temperatur betrug 22 °C. Da die vor der Messung vorliegenden Bedingungen einen Einfluss auf die Messung besitzen, wie dies im nächsten Kapitel beschrieben wird, sind diese Versuchsbedingungen nicht exakt gleich.

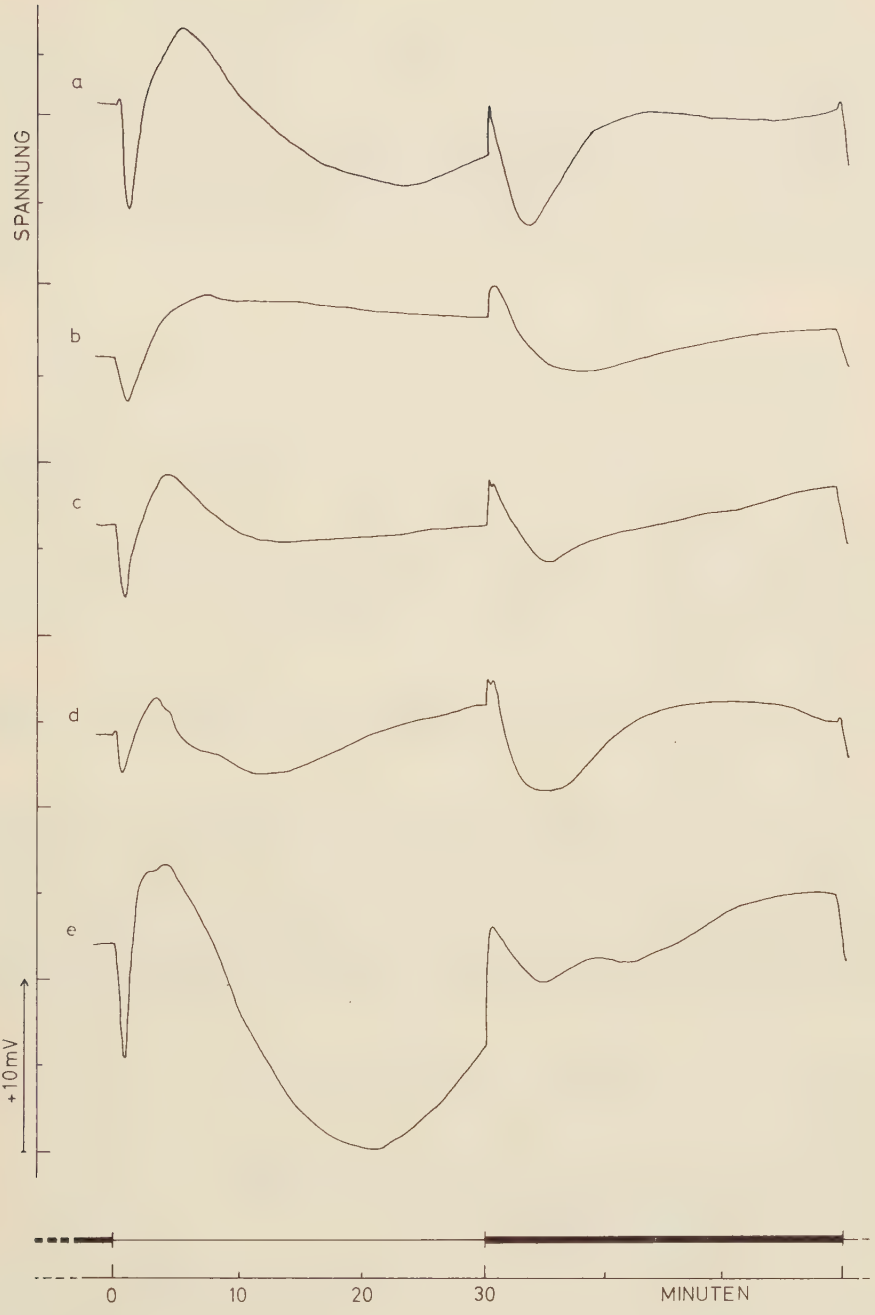
Entsprechende Versuche wurden mit dem Intervall 5 Minuten durchgeführt (5 Minuten bestrahlt – 5 Minuten dunkel – usw.). Das Ergebnis ist entsprechend.

Die Unterschiede der registrierten Potentialverläufe sind trotz annähernd gleicher experimenteller Bedingungen viel grösser als diejenigen, die durch Variieren eines experimentellen Faktors herbeigeführt werden können.

Es stellt sich die Frage, ob derartige Unterschiede nicht ein exaktes Experimentieren unmöglich machen. Es kann aber folgendes festgestellt werden: Wird ohne Änderung der Elektrodenanlagestelle eine Messreihe bei konstanten Versuchsbedingungen und bei genau beibehaltenen Bestrahlungs- und Dunkelzeiten während eines ganzen Tages durchgeführt, so unterscheiden sich die Potentialverläufe sehr wenig. Diese Unterschiede wurden genau untersucht, sie werden später ausführlich angegeben.

Abbildung 3

Photoelektrische Adaptation von *Pelargonium zonale*, 50000 Lux, 22 °C. a–c: Pflanzen aus der Dunkelkammer, Messung bei gleichen Versuchsbedingungen und während der Nachtzeit der Pflanzen; d: Pflanze aus dem Gewächshaus, Messung nachts; e: Pflanze aus dem Gewächshaus, Messung am Tage


SPANNUNG
a
b
c
d
e
+10mV
0
10
20
30
MINUTEN

Für Untersuchungen, in denen nur festgestellt werden soll, ob ein experimenteller Faktor die photoelektrische Adaptation beeinflusst, werden die in fortlaufender Messung bei Licht-Dunkel-Wechsel registrierten Kurven verglichen.

Wird die photoelektrische Adaptation in Abhängigkeit eines experimentellen Faktors, zum Beispiel der Temperatur, untersucht, so wird in einem ganztägigen Versuch dieser Faktor über einen grösseren Bereich variiert. Dann werden die bei diesem Versuch vorliegenden Unterschiede der Potentialverläufe festgestellt. Durch den Vergleich mit den Unterschieden der Potentialverläufe, die bei konstanten Versuchsbedingungen gemessen wurden, können eindeutige Aussagen gemacht werden.

Die Beeinflussbarkeit der photoelektrischen Adaptation

Ganz allgemein stellt sich die Frage, wodurch die photoelektrische Adaptation zu beeinflussen ist.

Als erstes ist der physiologische Zustand des pflanzlichen Organismus zu beachten.

Die künstlichen Bedingungen, unter denen die Versuchspflanzen wuchsen, waren denen am natürlichen Standort möglichst angepasst. So ist das Resultat, dass die photoelektrische Adaptation von künstlich gehaltenen *Pelargonium zonale* und von natürlich gewachsenen innerhalb der im vorigen Kapitel beschriebenen Abweichungen liegt, nicht erstaunlich; vgl. Abbildung 3 d mit Abbildung 3 a–c (S. 107). Die Tatsache aber, dass beim Wechsel vom Gewächshaus in die Dunkelkammer ständig eine Änderung des Potentialverlaufes vorliegt, weist darauf hin, dass der durch die Haltung bedingte physiologische Zustand einen Einfluss auf das Messresultat besitzt.

Beim Wechsel vom Gewächshaus in die Dunkelkammer wird die Zeit, während der die Pflanze das Sonnenlicht erhielt, zur Nachtzeit und die Zeit, während der sie im Dunkeln stand, zur Bestrahlungszeit mit elektrischem Licht.

Die Messungen werden während der künstlichen Nachtzeit der Pflanzen durchgeführt, wie dies im methodischen Teil erwähnt ist. Abbildung 3 a–d sind Potentialverläufe, die während der Nachtzeit der Pflanzen registriert wurden. Die Kurve Abbildung 3 e wurde während der Tageszeit der Pflanze registriert. Der Potentialverlauf zeigt die gleichen Charakteristika, die Potentialänderungen sind jedoch betragsmässig grösser. Diese Kurve (Abb. 3 e) wurde von einer Pflanze aus dem Gewächshaus registriert. Pflanzen aus der Dunkelkammer zeigten ebenfalls eine Vergrösserung der Potentialänderungen, wenn die Messung während der Bestrahlungszeit durchgeführt wird.

Bereits Waller (1925, 1929) weist auf die Tatsache hin, dass die photoelektrische Adaptation durch die Bedingungen, die während einiger Stunden vor der Messung herrschen, beeinflusst wird. Christ (1955) zeigt dies für die Dunkeldauer vor der Bestrahlung. In meinen Untersuchungen über die Temperatur werden ebenfalls derartige Einflüsse beobachtet; siehe Temperaturuntersuchungen (S. 136 ff.). Waller (1929) zeigt die Unterschiede, die durch lange Bestrahlungs- oder Dunkeldauer vor der Messung hervorgerufen werden.

Da über diese Einflüsse wenig bekannt ist, schien es mir notwendig, die Bedingungen vor der Messung bei allen Versuchen gleich zu halten. Deshalb wurde bei den Messungen zur gleichen Tageszeit die Elektrode angelegt und zur gleichen Zeit in allen Versuchen die intermittierende Bestrahlung begonnen.

Inwieweit morphologische Faktoren die Messung beeinflussen, ist unbekannt. Dass solche in die Messung eingehen, zeigt sich in folgendem Versuch. Ein Blatt von *Pelargonium zonale* wird einmal von oben (2500 Lux) bestrahlt, wobei die Elektrode an der Blattunterseite anliegt. Dann wird es umgedreht, die Blattunterseite bestrahlt, wobei die Elektrode nun an der Blattoberseite liegt. Abbildung 4 zeigt das Resultat. Wird die Oberseite bestrahlt, so sind die Potentialänderungen etwa viermal grösser als im anderen Fall. Der Potentialverlauf bleibt gleich. – Auf diesen polaren Eigenschaften beruhen die Messungen von Haake (1892).

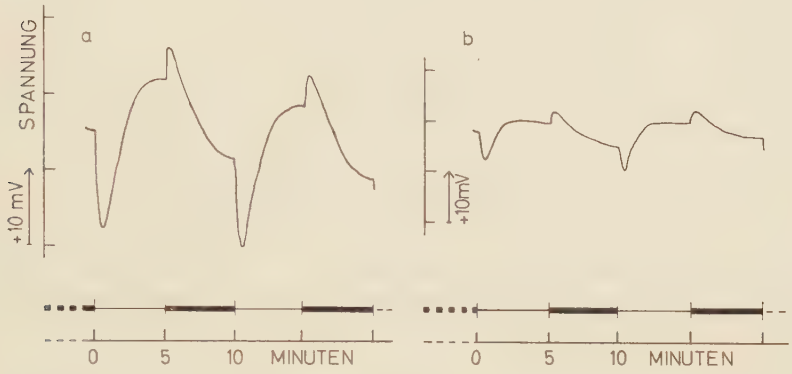


Abbildung 4

Photoelektrische Adaptation bei Bestrahlung der Blattoberseite (a) beziehungsweise der Blattunterseite (b). *Pelargonium zonale*, 2500 Lux, 22 °C

Die Blattoberfläche reflektiert etwa 6–10% der einfallenden Strahlung (Gabrielsen, 1960). Selbst eine zwei- bis dreimal grössere Reflexion der Blattunterseite könnte deshalb die viermal kleineren Potentialänderungen nicht erklären.

Sehr stark wird die photoelektrische Adaptation von den Bedingungen während der Messung beeinflusst. Die Lichtintensitätsabhängigkeit (Christ, 1955) und die Temperaturabhängigkeit (eigene Messungen) in normaler Luft sind bekannt. Weiter weiss man, dass der CO_2-Gehalt einen grossen Einfluss auf die photoelektrische Adaptation besitzt (Waller, 1900; Waller, 1929).

Unter all diesen verschiedenen Bedingungen bleibt aber immer der im nächsten Kapitel beschriebene Grundverlauf der Lichtkurve erhalten.

Der Grundverlauf

Im vorhergehenden Kapitel wurde bei allen Versuchsbedingungen der charakteristische Verlauf der photoelektrischen Adaptation beibehalten. Ich führte zwei weitere Versuche durch, um zu prüfen, ob sich der Potentialverlauf an geschwächten Individuen prinzipiell verändert.

An einem Blatt von *Bryophyllum calycinum*, das für 10 Stunden in einem Kühlschrank bei + 1 °C war, war die erste Reaktion, sowie auch alle weitern, auf Bestrah-

lung eine negative Potentialänderung, der eine positive folgte. Die negative Potentialänderung auf die erste Bestrahlung ist kurzzeitig (1 Minute) und klein (–1,5 mV).

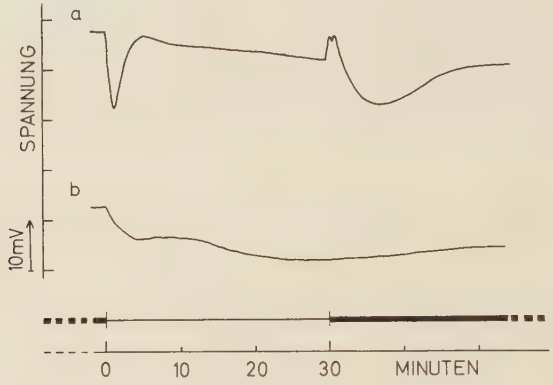


Abbildung 5

Reaktion auf die erste Bestrahlung nach 4 Tagen (a) beziehungsweise 7 Tagen (b) dauernder Dunkelheit. *Pelargonium zonale*, 2500 Lux (infrarotfreies Weisslicht), 23 °C

Es wurden *Pelargonium zonale*-Blätter abgeschnitten, in Leitungswasser gestellt und in eine Dunkelkammer gebracht. Abbildung 5 zeigt das Resultat: Nach 4 Tagen liegt bei infrarotfreier Bestrahlung der grundsätzliche Potentialverlauf vor. Gegenüber normalen Blättern zeigen sich aber bereits Unterschiede; das 1. Minimum wird etwas langsamer erreicht, die Zeit entspricht etwa der, die normale Blätter bei 16 °C benötigen (S. 137 ff.), und die Potentialänderung in positiver Richtung geht nicht mehr ganz vor sich. Nach 7 Tagen Dunkelheit sind diese Abweichungen noch grösser geworden; das 1. Minimum wird erst nach der extrem langen Zeit von 4,5 Minuten erreicht, und die Potentialänderung in positiver Richtung ist sehr klein und ebenfalls langsamer geworden. Diese Kurve (Abb. 5b) wurde nach dem ersten Belichten erhalten. Wird das Licht abgelöscht, so ist keine Reaktion mehr zu beobachten, auch bei keiner weiteren Bestrahlung. Nach 10 Tagen ist auf Bestrahlung überhaupt keine Reaktion mehr festzustellen. Schalten wir aber das Instrument auf höhere Empfindlichkeit um, so ist bei intermittierender Bestrahlung immer noch eine sehr schwache, aber eindeutige periodische Ab- und Zunahme des Potentials festzustellen. Die Zeit, nach der das 1. Minimum erreicht wird, ist noch viel länger als vorher.

In diesem Versuch ist sehr gut zu sehen, dass mit der abnehmenden Lebenstätigkeit der Blätter die Grösse der Reaktion abnimmt und dass trotzdem der Potentialverlauf im Prinzip bis zuletzt beibehalten wird.

Diesen Potentialänderungen müssen Vorgänge zugrunde liegen, die in grünen ausgewachsenen Blättern in normaler Luft unter allen Umständen ablaufen, das heisst, in diesen Potentialänderungen finden grundsätzliche Vorgänge ihren Ausdruck. Den prinzipiellen Verlauf der Potentialänderungen nenne ich *Grundverlauf*. Seine Merkmale wurden bereits früher (S. 105) beschrieben, denn der Grundverlauf gilt ja dort

wie unter anderen Bedingungen auch. Er sei stichwortartig noch einmal angegeben: nach Lichteintritt eventuell ein sofort auftretender Haken – starke negative Potentialänderung – Erreichen eines Minimalpotentials – schwächere positive Potentialänderung – Erreichen eines Maximalpotentials – weitere Potentialänderungen oder direkter Übergang in das Ruhepotential.

Die photoelektrische Adaptation verschiedener Pflanzen

Waller (1929: 295) hat Untersuchungen an Blättern von 50 verschiedenen Spezies durchgeführt. Das Resultat seiner Untersuchungen ist, dass mit Ausnahme von Goldliguster («Golden Privet») alle wie *Pelargonium zonale* reagieren.

Hellgrüne Kohlblätter und etiolierte hellgrüne Teile von Pflanzen machen hiervon eine Ausnahme. Sie reagieren nach Wallers Angabe mit positiver Potentialänderung auf Bestrahlung. Tauc (1950) konnte jedoch an etiolierten *Vicia faba* bereits bei der ersten Bestrahlung den Grundverlauf registrieren. Die Frage der jungen und etiolierten Blätter ist deshalb noch offen, und es seien hier nur ausgewachsene assimilierende Organe berücksichtigt.

Diese Untersuchungen würden verlangen, dass man sie unter physiologisch und nicht experimentell gleichen Bedingungen vornimmt, zum Beispiel sollte bei Licht- und Schattenpflanzen nicht die gleiche Lichtintensität verwendet werden. Da über die Abhängigkeit der photoelektrischen Adaptation fast nichts bekannt ist, wählte ich für die Untersuchungen bei den verschiedenen Pflanzen die gleichen Bedingungen, die Bestrahlungs- und Dunkelzeiten 30 Minuten, die Lichtintensität 50000 Lux, die Temperatur 22 °C und die Luftfeuchtigkeit zirka 50%. Es wurde mit infrarotfreiem Weisslicht bestrahlt.

Die Untersuchungen von Waller konnte ich bestätigen und erweitern. Es wurden untersucht: *Pellia epiphyllum* (siehe Abb. 6), *Miconia hookeriana* (Melastomaceae, Schattenpflanze), *Tradescantia formentosa*, *Erytrochyton brasiliensis*, *Aloë spec.* (Xerophyt, fleischiges Blatt), *Hedera helix* (Xerophyt), *Oncidium spacelatum* (Epiphyt), *Oxalis spec.*, *Tropaeolum peregrinum*, *Cereus triangularis* (Xerophyt, assimilierender Stengel, siehe Abb. 6) und *Ceropegia dichotoma* (assimilierender Stengel).

Pellia epiphyllum, bereits von Waller (1925) untersucht, gehört zu der Ordnung der Jungermaniales und besitzt somit keine Spaltöffnungen und keine ausgeprägte innere Differenzierung des Thallus. Trotzdem haben wir bei diesem Organismus den typischen Grundverlauf; vgl. Abbildung 6 a. Daraus muss man unbedingt schliessen, dass die photoelektrische Adaptation nicht durch Spaltöffnungsbewegungen und auch nicht durch die Wasserleitung im Leitbündel, sondern durch stoffwechselphysiologische Vorgänge hervorgerufen wird (vgl. auch Waller, 1925).

Nicht nur die Blätter, sondern auch assimilierende Stengel weisen den Grundverlauf auf (Abb. 6 b). Diese Tatsache zeigt, dass die photoelektrische Adaptation unabhängig vom morphologischen Bau des Gewebes grundsätzlich abläuft.

Aus dem vorliegenden Material können noch folgende Eigenschaften der photoelektrischen Adaptation gefolgert werden.

Nach frühestens 20 Minuten wird das Ruhepotential, sowohl nach Bestrahlungsbeginn als auch nach Bestrahlungsunterbruch, erreicht, wenn Deadaptation (vgl. Diskussion S. 145 ff.) vorliegt.

Das Ruhepotential bei Licht kann positiver oder negativer sein als das Ruhepotential bei Dunkelheit. Bei Bestrahlungsunterbruch ändert sich das Potential in

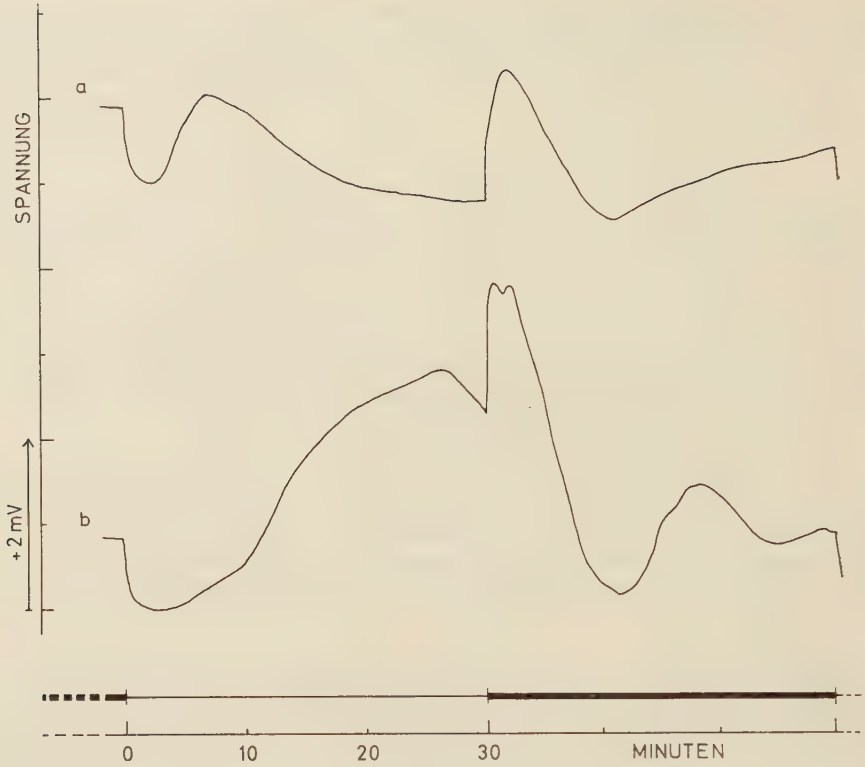


Abbildung 6

Photoelektrische Adaptation von *Pellia epiphyllum* (a) beziehungsweise *Cereus triangularis* (b). Bestrahlungs- und Dunkelintervalle 30 min, 50000 Lux (infrarotfreies Weisslicht), 22 °C

positiver oder negativer Richtung. Es besteht kein typischer Grundverlauf, wie dies für die Lichtkurve festgestellt wurde. Die Licht- und die Dunkelkurve besitzen keine Symmetrie.

Untersuchungen mit farbigem Licht

Die für diese Versuche verwendete Apparatur wurde bereits im methodischen Teil (Monochromatoranlage) beschrieben.

In diesen Untersuchungen soll festgestellt werden, ob das Chlorophyll Strahlung absorbiert, welche die photoelektrische Potentialänderung massgebend bewirkt.

Leider mussten diese Versuche unerwartet abgebrochen werden, da der Mikrograph, das registrierende Anzeigeinstrument für die auffallende Bestrahlungsenergie, nicht mehr verwendet werden konnte. Die Messungen über die spektrale Wirksamkeit konnten deshalb nur einmal durchgeführt werden.

Der Potentialverlauf zeigt bei farbiger und monochromatischer Bestrahlung die verschiedensten Formen. (Verwendete Interferenzfilter vgl. Monochromatoranlage.) Bei derselben Wellenlänge können in verschiedenen Versuchen, auch wenn zur Zeit der Messung die Versuchsbedingungen gleich sind, bei Bestrahlungsbeginn entgegengesetzte Potentialänderungen eintreten. Das gleiche gilt für den Bestrahlungsunterbruch. Die Richtung der Potentialänderung wird deshalb stark durch die Bedingungen, die vor der Messung vorliegen, beeinflusst.

Wird eine intermittierende Bestrahlung von monochromatischem oder farbigem Licht durch eine Bestrahlung von Weisslicht unterbrochen und darauf wieder mit der ursprünglichen Lichtqualität bestrahlt, so ist der Potentialverlauf immer deutlich verändert. Die Potentialänderungen sind stärker, der Betrag ist bis zum Zehnfachen grösser. Selbst die Richtung der Potentialänderung kann durch die dazwischen liegende Weissbestrahlung umgekehrt werden. Nach einer gewissen Anzahl Licht-Dunkel-Wechsel wird der Potentialverlauf wieder gleichbleibend.

Schliesst die intermittierende monochromatische, beziehungsweise farbige Bestrahlung an vorherige länger dauernde intermittierende Weissbestrahlung an, so treten ähnliche Erscheinungen auf.

Genauere Angaben können nicht gemacht werden, da aus oben angegebenen Gründen nur für kurze Zeit gemessen werden konnte.

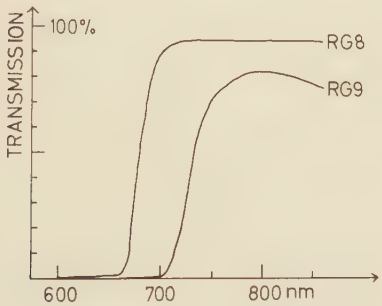


Abbildung 7

Transmissionskurven der Glasfilter RG8 (Schmelze: Z5365) und RG9 (Schmelze: 10378), Jenaer Glaswerk, Schott & Gen.

Abbildung 8 zeigt den Potentialverlauf bei intermittierender Bestrahlung zuerst durch den Glasfilter RG8, dann bei Weissbestrahlung und anschliessend mit dem Glasfilter RG9. Die Transmissionskurven der Glasfilter RG9 und RG8 (Jenaer Glaswerk, Schott & Gen.) sind in Abbildung 7 angegeben. Aus dem Potentialverlauf ergibt sich: Die Wellenlängen oberhalb von zirka 725 nm sind praktisch unwirksam (Aufnahme mit RG9), während der Wellenlängenbereich zwischen 670 nm und 720 nm eine grosse Wirksamkeit besitzt, Aufnahme mit RG8. Die Grösse der Potentialänderungen bei Bestrahlung mit Licht aus diesem Bereich ist etwa 75% derjenigen der Weissbestrahlung, der Verlauf ist der gleiche.

Bei Bestrahlung mit dem Wellenlängenbereich 400–600 nm liegen ebenfalls deutliche Potentialänderungen vor. Dies ist nicht erstaunlich, da die Chlorophyllfarbstoffe im blauen Spektralbereich ihr weiteres Absorptionsmaximum besitzen.

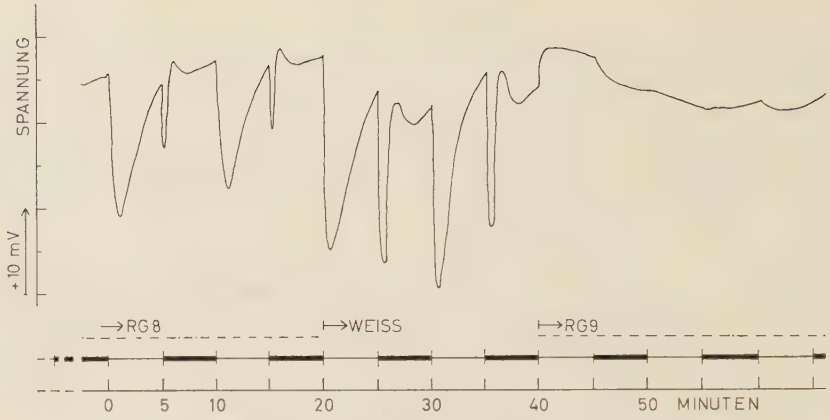


Abbildung 8

Potentialverlauf bei Bestrahlung durch die Filter RG8 und RG9 mit dazwischenliegender Weissbestrahlung. *Pelargonium zonale*, Intensität des Weisslichtes 50000 Lux, 22 °C

Absorptionsspektrum von *Pelargonium zonale*

Das Absorptionsspektrum von *Pelargonium zonale*-Blättern wurde bereits von Seybold und Weissweiler (1943 a, zitiert in Rabinowitch, 1951: 687) festgestellt. Die qualitative Übereinstimmung habe ich mittels der relativen Transmission geprüft.

Nach Untersuchungen an Laubblättern von Shull (1929), Seybold und Weissweiler (1942a) und Rabideau et al. (1946) fallen Reflexions- und Transmissionsminimum zusammen, wobei das Transmissionsminimum den grösseren Beitrag zum Absorptionsmaximum liefert. Die Wellenlänge der minimalen Transmission ist folglich auch die Wellenlänge der maximalen Absorption.

Das Spektralphotometer Beckman DU erwies sich für die Messung der Transmission des grünen *Pelargonium zonale*-Blattes gegen Luft als nicht empfindlich genug. Seybold und Weissweiler (1942 a) und Shull (1929) stellten in Untersuchungen an Albinoblättern für den Bereich 600–700 nm eine konstante Transmission fest. Bei Verwendung eines solchen Albinoblattes *(Tradescantia formentosa)* als Vergleichsobjekt erwies sich die Apparatur als geeignet.

Rabinowitch (1951: 675) weist auf die Fehlerquellen einer solchen Absorptionsmessung hin. Er bezieht sich dabei auf das ganze Spektrum des sichtbaren Lichtes. Mich interessierte jedoch nur der Bereich zwischen 600 und 700 nm und auch nicht die Absorption in absoluten Daten, sondern die relativen Transmissionswerte. Das weisse Blatt ist in meinem Fall nichts weiter als ein für die Apparatur geeignetes Vergleichsobjekt, das im untersuchten Bereich eine konstante Transmission besitzt.

Die Transmission des Albinoblattes ist gleich 100 % gesetzt, und die angegebenen Werte sind die prozentuale Transmission des grünen Blattes im Vergleich zum Albinoblatt; die Werte sind relativ.

Meine Messresultate stimmen mit den Untersuchungen an Laubblättern von oben angegebenen Autoren weitgehend überein, so dass keine wesentliche Änderung des

Pigmentsystems durch die künstliche Haltung der Pflanzen vorliegen kann. Das Absorptionsmaximum liegt zwischen 675 und 680 nm. Dieses Absorptionsmaximum ist auf die Chlorophyllfarbstoffe zurückzuführen, die im natürlichen Pigment-Protein-Lipoid-Komplex bei dieser Wellenlänge ein Absorptionsmaximum besitzen.

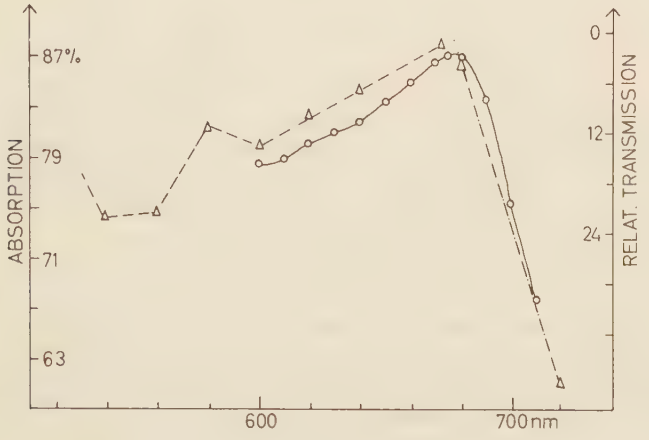


Abbildung 9

Absorptionsspektrum von *Pelargonium zonale*. Gestrichelte Kurve: absolute Absorption, nach Seybold und Weissweiler. Ausgezogene Kurve: relative Transmission (vgl. Text), jeder Punkt ist Mittelwert aus 3 Messungen

Bestrahlung mit monochromatischem Licht

Die Elektrode wurde morgens zwischen 11.30 und 11.35 Uhr angelegt, von diesem Zeitpunkt bis 14 Uhr befanden sich die Blätter im Dunkeln. Es wurden abgeschnittene Blätter verwendet, um eine möglichst senkrechte Stellung des Blattes zum Lichteinfall zu ermöglichen. Um 14 Uhr wurde das Blatt zum erstenmal belichtet. Die Bestrahlung wurde intermittierend durchgeführt, wobei eine Dauer von 2 Minuten für die Bestrahlungs- und Dunkelzeiten gewählt wurde, die sich in vorangehenden Versuchen als günstig erwies. Die Bestrahlungsleistung der ersten Bestrahlung lag bei zirka 0,2 W/m². Mit dieser niedrigen Bestrahlungsleistung wurde mehrmals (5–10mal) bestrahlt und die Bestrahlungsleistung dann sukzessive gesteigert. Bei jeder Intensität wurden mehrere Messungen (5–10) vorgenommen. Es wurde für alle Wellenlängen die Abhängigkeit der Potentialänderungen von der Bestrahlungsleistung festgestellt. Die Steigerung der Bestrahlungsleistung erfolgte bei allen Wellenlängen gleich, soweit es die nicht ganz konstante Lichtquelle erlaubte. Abbildung 10 zeigt die lineare Abhängigkeit bei der Wellenlänge 631 nm, der lineare Bereich der anderen Messungen ist in Tabelle 1 angegeben.

Wie bereits erwähnt, können unterschiedliche Potentialänderungen auftreten. Bei diesen Versuchsbedingungen trat bei 676 nm und 998 nm eine kleine kurzzeitige Potentialänderung in positiver Richtung nach Bestrahlungsanfang auf. Diese wurde bei der Ausmessung nicht berücksichtigt, der

bei diesen Wellenlängen in Tabelle 1 angegebene Wert ist also die Differenz zwischen Dunkelpotential und Minimalpotential.

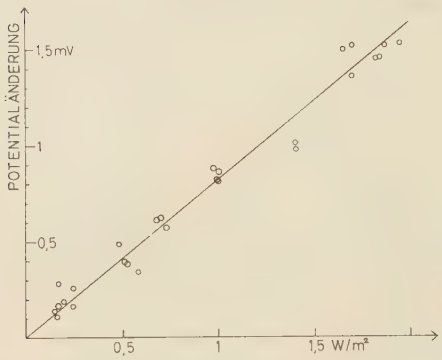


Abbildung 10

Die Grösse der Potentialänderungen in Abhängigkeit von der Bestrahlungsleistung bei 631 nm. Abszisse: Bestrahlungsleistung in W/m^2; Ordinate: photoelektrische Potentialänderungen in mV

In Tabelle 1 sind die Resultate der Versuche angegeben. Ein Vergleich mit dem Absorptionsspektrum zeigt sofort, dass im Bereich der maximalen Absorption der Chlorophylle, nämlich 675–680 nm, ein Wirkungsmaximum der photoelektrischen Potentialänderungen liegt (Messung bei 676 nm). Daraus ergibt sich, dass die Lichtenergie, die für die photoelektrischen Potentialänderungen wirksam ist, hauptsächlich in den Chloroplasten absorbiert wird.

Tabelle 1

Wellenlängenwirkung auf die photoelektrische Adaptation. Spalte 1: Wellenlänge in nm. Spalte 2: Wellenlängenwirkung (Potentialänderung in mV pro eingestrahlte Lichtleistung 1 W/m^2). Spalte 3: Wellenlängenwirkung im Verhältnis zur eingestrahlten Quantenmenge (Potentialänderung in mV pro eingestrahlte Quantenmenge 1 $W/\lambda \cdot m^2$). Halbwertsbreite der Filter 3–5 nm. Maximale Wirkung bei 676 nm

1	2	3	Linearer Bereich W/m^2
708	0,78	11,01	—
698	0,64	9,17	—
690	0,575	8,34	0–1,4
676	1,75	25,88	0–1,2
669	0,92	13,76	0–1,1
654	0,97	14,81	0–1,5
631	0,82	13,21	0–1,9
602	1,18	19,63	0–2
582	0,86	14,77	0–1,5
542	0,65	12,01	0–1,2

Schilde (1966) stellte für die Alge *Acetabularia* das Wirkungsspektrum für die photoelektrischen Potentialänderungen auf. Meine Resultate stimmen mit den seinen überein. Sowohl bei *Acetabularia* als auch bei *Pelargonium zonale* erfolgt durch die Chlorophyllfarbstoffe die Absorption wirksamer Strahlung. Er erhielt weiter für den

Wellenlängenbereich 570–630 nm eine höhere Wirkung, als es nach dem Wirkungsspektrum der Photosynthese zu erwarten wäre. Er schliesst deshalb, dass durch ein weiteres Pigment Absorption von wirksamer Strahlung erfolgt, was kaum im Zusammenhang mit der Photosynthese stehen dürfte. – Es scheint, dass dieses Resultat auch für *Pelargonium zonale* gilt, denn bei 602 nm liegt ebenfalls eine unerwartet hohe Wirkung vor; vgl. Tabelle 1.

Untersuchungen an Herbstblättern

Infrarotfreie Bestrahlung

In diesen Versuchen wurde die Wärmestrahlung soweit als möglich mit einer 1,5 cm hohen, 15prozentigen $CuSO_4$-Lösung absorbiert. Die Temperatur betrug 21 °C, die Intervalle der intermittierenden Bestrahlung sind 5 Minuten. Der Faraday-Käfig war schwarz eingekleidet, um Licht- und Temperatureinflüsse zu vermeiden.

Das wesentliche Resultat dieser Untersuchungen ist in Abbildung 12 zusammengefasst. Um einen Begriff vom Abbaustadium der herbstlichen Blätter zu geben, sind diejenigen, an denen die Messungen vorgenommen wurden, abgebildet, wobei die Anlagestellen der Elektroden jeweils markiert sind (Abbildung 11).

Solche lokalen Messungen sind erlaubt, da nach Untersuchungen von Christ (1955) nur die Potentialänderungen einer kreisförmigen Blattfläche mit dem Durchmesser 24 mm erfasst werden.

Die herbstliche Gelbfärbung kommt dadurch zustande, dass zunächst nur die grünen Chlorophylle abgebaut und ihre Spaltungsprodukte abgeleitet werden.

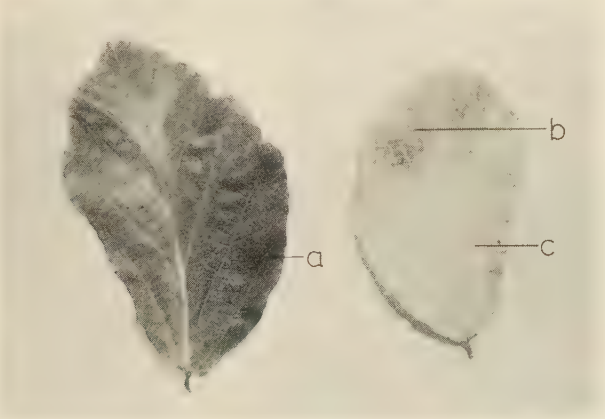


Abbildung 11

Herbstblätter, an denen die Potentialkurven von Abbildung 12 registriert wurden. *Parrotia persica* C. A. Mey (Hamamelidaceae). Die Stellen, an denen die Elektrode anlag, sind markiert. Linkes Blatt: normal grün. Rechtes Blatt: Chlorophyll teilweise abgebaut (grau) oder nicht mehr vorhanden (weiss)

Aus diesen Versuchen ergibt sich, dass die photoelektrischen Potentialänderungen um so geringer und langsamer werden, je weiter die Zersetzung der Chlorophylle

beziehungsweise Chloroplasten fortgeschritten ist. In chlorophyllfreien Blättern sind keine Potentialänderungen mehr festzustellen; siehe Abbildung 12.

Ebenso muss festgehalten werden, dass unter diesen Bedingungen, selbst bei fast vollkommen zersetzten Blättern, immer der Grundverlauf vorliegt und niemals ein andersartiger Potentialverlauf der Lichtkurve beobachtet werden konnte.

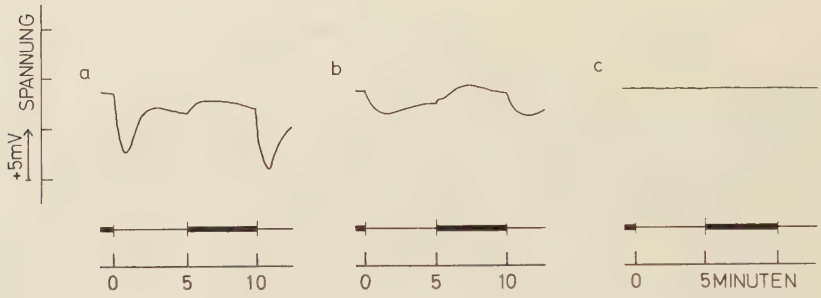


Abbildung 12

Photoelektrische Potentialänderungen bei 3 Zersetzungsstadien (a, b, c) in Herbstblättern, vgl. Abbildung 11. *Parrotia persica*, infrarotfreies Weisslicht, 2900 Lux, 21 °C

Verwendung der Gesamtstrahlung

Chlorophyllfreie Blätter

Eine erstaunliche Beobachtung machen wir, wenn wir dieselbe chlorophyllfreie (gelbe) Stelle mit Gesamtlicht bestrahlen, wenn also jetzt die Infrarotstrahlung mitenthalten ist. Traten bei dem eben genannten Versuch mit infrarotfreier Bestrahlung keine Potentialänderungen auf, so sind jetzt deutliche Potentialänderungen zu beobachten; siehe Abbildung 13 a. Es ist ein «Aufschaukeln» der Potentialänderungen bis zu einem Kurventypus zu beobachten, der dann längere Zeit beibehalten wird. Wird die intermittierende Bestrahlung über einige Stunden fortgesetzt, so ist eine langsame Änderung des Potentialverlaufes zu beobachten. Abbildung 14 a zeigt den Potentialverlauf von *Parrotia* zu Beginn der Messung und Abbildung 14 b diesen nach 2,5 Stunden intermittierender Bestrahlung desselben Versuches.

In Abbildung 13 b und c sind weitere Potentialkurven von *Parrotia*-Blättern, die registriert wurden, abgebildet. Abbildung 13 a: gelbe Stelle an einem Blatt, das teilweise noch hellgrün war; Abbildung 13 b: ein reingelbes Blatt, das bereits abgefallen war; Abbildung 13 c: ein braungefärbtes Blatt. Sowohl das Stadium der Abbauvorgänge als auch der Wassergehalt scheinen den Potentialverlauf zu beeinflussen.

Trotz den unterschiedlichen Kurvenbildern ist doch bei Bestrahlungsbeginn immer eine Potentialänderung in positiver Richtung zu beobachten und bei Bestrahlungsunterbruch eine solche in negativer Richtung. Die Verhältnisse liegen genau umgekehrt, wie bei den photoelektrischen Potentialänderungen, die durch infrarotfreie Bestrahlung chloroplastenhaltiger Blätter hervorgerufen werden.

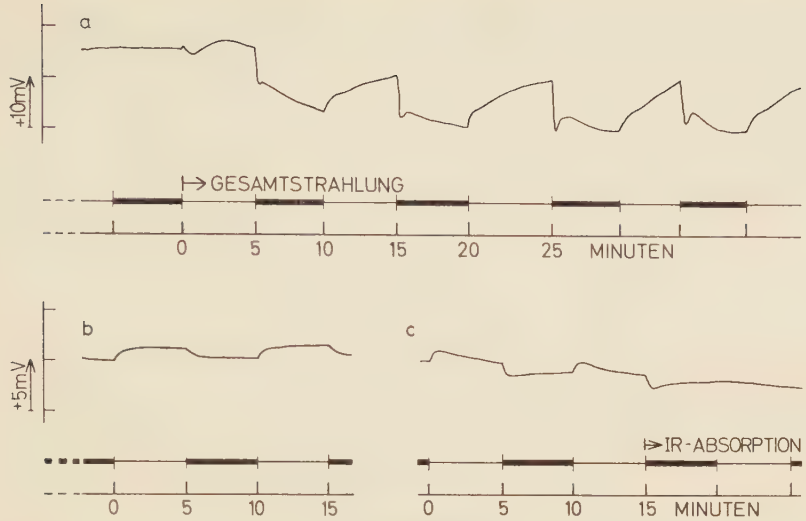
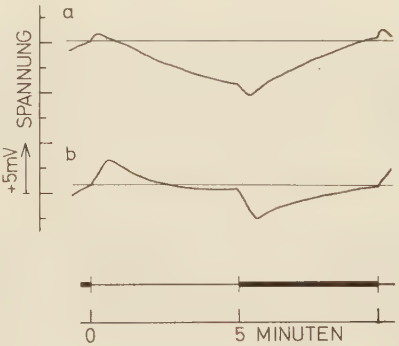


Abbildung 13

Potentialänderungen von Herbstblättern bei Verwendung der Gesamtstrahlung. *Parrotia persica*, 10800 Lux, 21 °C. a: gelbe Stelle an noch teilweise schwach grünem Blatt, an infrarotfreie Bestrahlung anschliessend; b: gelbes, bereits abgefallenes Blatt; c: braunes Blatt

Abbildung 14

Veränderung des Potentialverlaufes bei langdauernder Messung. *Parrotia persica*, Gesamtstrahlung, 3000 Lux, 21 °C. a: zu Beginn der Messung; b: nach 2,5 h intermittierender Bestrahlung



Die beschriebenen Beobachtungen konnten ebenfalls an *Gingko biloba* (gelbe Herbstblätter), *Azalea spec.* (karminrote Herbstblätter, starker Effekt) und *Azalea spec.* (weinrote Herbstblätter, schwacher Effekt) gemacht werden.

Blätter mit teilweise zersetzten Chloroplasten

Es stellt sich die Frage, ob an Herbstblättern, deren Chloroplasten erst zum Teil zersetzt sind, ebenfalls ein Einfluss der Infrarotstrahlung festgestellt werden kann. Die Ergebnisse der Untersuchungen seien an *Parrotia persica* beschrieben.

In Abbildung 15 a ist der Potentialverlauf dargestellt, der bei Gesamtbestrahlung eines *Parrotia*-Blattes vorliegt. Folgende Kurve, Abbildung 15 b, zeigt den anschliessend am gleichen Blatt bei infrarotfreier Weissbestrahlung registrierten Potentialverlauf.

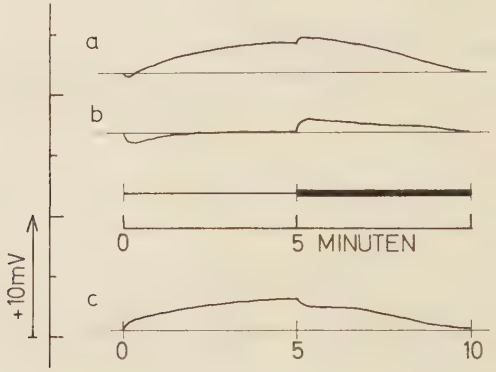


Abbildung 15

Potentialverlauf eines zum Teil zersetzten *Parrotia*-Herbstblattes. 2900 Lux, 21 °C. a: Potentialverlauf bei Verwendung der Gesamtstrahlung; b: Potentialverlauf bei Bestrahlung ohne Infrarotlicht; c: Differenz beider Kurven (Kurve a minus Kurve b) ergibt typischen Potentialverlauf für chlorophyllfreie Herbstblätter bei Bestrahlung mit Gesamtlicht

Man sieht einen deutlichen Unterschied dieser fortlaufend registrierten Kurven. Deshalb muss die Infrarotstrahlung einen nicht geringen Einfluss besitzen. Um diesen Einfluss zu eliminieren, bildete ich die Differenz beider Potentialverläufe, indem ich von Kurve Abbildung 15 a die Kurve Abbildung 15 b subtrahierte.

Potentialverlauf bei Gesamtbestrahlung minus Potentialverlauf bei infrarotfreier Weissbestrahlung ergibt den Einfluss der Infrarotstrahlung.

Abbildung 15 c ist das Resultat. Wir erhalten die Kurve, welche chlorophyllfreie Herbstblätter bei Gesamtbestrahlung aufweisen.

Wenn ich nochmals wiederholen darf, so liegt hier folgender Sachverhalt vor: Früher (S. 117 ff.) stellten wir bei zum Teil abgebauten Herbstblättern bei infrarotfreier Bestrahlung den verminderten photoelektrischen Effekt fest, bei Bestrahlungsbeginn liegt die übliche negative Potentialänderung vor und bei Bestrahlungsunterbruch eine positive. Dieser photoelektrische Effekt ist durch die Chloroplasten bedingt. Ganz abgebaute Blätter zeigen bei infrarotfreier Bestrahlung keinen Effekt, bei Mitbestrahlung von Infrarot sind jedoch deutliche Potentialänderungen zu beobachten. Diese sind andersartig und zeigen bei Bestrahlungsbeginn eine positive Potentialänderung und bei Bestrahlungsunterbruch eine negative. Sie sind nicht durch die Chloroplasten bedingt, und es ist allein die Infrarotstrahlung, die diesen Effekt hervorruft.

Im nächsten Kapitel zeigt sich, dass auch tote Blätter beziehungsweise Filtrierpapier denselben Effekt aufweisen. Bei intakten grünen Laubblättern liegen die Verhältnisse ganz anders, wie ebenfalls am Ende des nächsten Kapitels beschrieben wird.

Bestrahlen wir nun zum Teil abgebaute Herbstblätter mit Gesamtlicht, so laufen zugleich beide Vorgänge ab, und beide Potentialverläufe überlagern sich zu einem resultierenden.

Diese Untersuchungen sind unter anderem auch ein experimenteller Beweis für die bereits theoretisch beschriebene Tatsache, dass wir nur die Summe von verschiedenen elektrischen Vorgängen in den Laubblättern messen können und wir im allgemeinen aus dem vorliegenden Potentialverlauf keine Auskunft erhalten, ob mehrere Vorgänge ablaufen, wie viele es sind und welcherart diese einzelnen Vorgänge sind.

Die Infrarotstrahlung

Nach diesen Ergebnissen kann die Frage nach der Bedeutung der Infrarotstrahlung nicht ausbleiben.

Es wurden tote Objekte, chloroplastenfreie Blütenblätter, chloroplastenfreie Laubblätter (Albinoblätter) und grüne Laubblätter untersucht. Bereits Bose (1907) führte an Blütenblättern ähnliche Untersuchungen durch.

Tote Objekte

J.C.Waller (1925) stellte fest, dass ein feuchtes Filtrierpapier bei Gesamtbestrahlung Potentialänderungen zeigt. Die Aussage aller anderen Autoren ist, dass tote Objekte keine Potentialänderungen zeigen, die durch Belichtung hervorgerufen werden. Es besteht die Meinung, dass Potentialänderungen nach Bestrahlung nur Erscheinungen des lebenden Organismus seien.

Nach meinen Untersuchungen liegt der Sachverhalt folgendermassen: Bei Gesamtbestrahlung, das heisst bei Mitbestrahlung von Infrarot, zeigen tote Objekte deutliche Potentialänderungen, solange sie mit Wasser durchtränkt sind; diese werden eindeutig durch Belichtung beziehungsweise Verdunkelung hervorgerufen. Wird die Infrarotstrahlung aus dem Strahlengang absorbiert, so sind fast keine Potentialänderungen mehr festzustellen. – Dieser Unterschied in der Bestrahlungsart dürfte der Grund für obige widersprüchliche Aussage der Autoren sein.

Der Potentialverlauf eines über 10 Stunden bei 70 °C getrockneten und in destilliertem Wasser wieder durchtränkten Blattes ist in Abbildung 16 a zu sehen. Der gleiche Potentialverlauf wurde an mit destilliertem Wasser getränktem Filterpapier, an vertrockneten und wieder aufgeweichten Herbstblättern von *Gingko biloba* und *Azalea spec.* registriert.

Zu dem in Abbildung 16 a dargestellten Potentialverlauf wurde gleichzeitig mit einer in die unteren Zellschichten eingestochenen Thermonadel die Temperaturänderung des Blattes gemessen. Sie ist in Abbildung 16 b dargestellt. Vergleichen wir beide Kurven, so ergibt sich eine deutliche Ähnlichkeit. Von einer Proportionalität kann jedoch nicht gesprochen werden, denn die Potentiale ändern sich schneller und erreichen ihren Endwert früher als die Temperatur.

Da der Baumwollfaden der anliegenden Elektrode Ionen enthält, wurden die Versuche mit Platinelektroden wiederholt. Trotz des ständig wandernden Potentials, das bei diesen Elektroden wegen der Polarisation vorliegt, konnte auch hier eine deutliche, entsprechende Reaktion auf Bestrahlungsbeginn beziehungsweise -unterbruch festgestellt werden, so dass diese Potentialänderungen tatsächlich nur durch Vorgänge im toten Objekt bedingt sind.

Nach diesen Messungen kann die Meinung, dass Bestrahlung nur in lebenden Objekten Potentialänderungen hervorruft, nicht mehr aufrechterhalten werden.

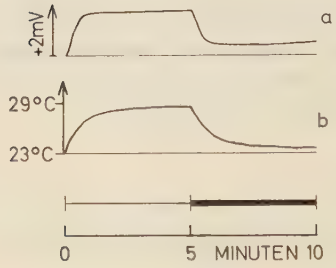


Abbildung 16

a: Potentialänderungen eines toten Blattes bei Verwendung der Gesamtstrahlung (einschliesslich Infrarot). *Parrotia*, Lufttemperatur: 23 °C, 20900 Lux. Bestrahlungs- und Dunkelintervalle 5 min; b: gleichzeitig gemessene Temperaturänderung desselben Blattes

Chlorophyllfreie Blütenblätter

Chlorophyllfreie Blütenblätter zeigen bei Gesamtbestrahlung erhebliche Potentialänderungen. Diese können bei Lichteintritt sowohl in negativer als auch in positiver Richtung erfolgen, die Art der Potentialänderungen ist von Fall zu Fall verschieden.

Bei Blütenblättern von *Matthiola incana* und *Papaver orientale* sind die Potentialänderungen bei Bestrahlungsbeginn positiv und bei Bestrahlungsunterbruch negativ; bei *Matthiola* betragen sie 30 mV. Bei *Begonia dichroa* sind die Potentialänderungen bei Bestrahlungsbeginn negativ und bei Bestrahlungsunterbruch positiv.

Durch Infrarotabsorption können diese Potentialänderungen fast vollständig unterdrückt werden. Der Wechsel von Gesamtbestrahlung zu infrarotfreier Bestrahlung hat die gleiche Wirkung wie der Wechsel von Gesamtbestrahlung zu Dunkelheit. Kontrollversuche mit UV-Filtern zeigen, dass die UV-Strahlen keinen Einfluss auf den Potentialverlauf besitzen.

Um die Ursache der Potentialänderungen zu finden, wurde, anstatt Gesamtbestrahlung vorzunehmen, dauernd dunkel gelassen und nur die Temperatur von schwachströmender Luft, entsprechend den Zeiten der intermittierenden Bestrahlung, alle 5 Minuten verändert. Die Temperaturänderungen wurden mit drei Heizöfen vorgenommen und sind nicht so rasch wie die des Blattes bei Gesamtbestrahlung. Es zeigt sich, dass bei den Blütenblättern von *Papaver orientale* und *Rosa spinosissima*, den einzigen untersuchten Objekten, durch derartige Temperaturänderungen im Prinzip die genau gleichen Potentialänderungen bewirkt werden wie bei Gesamtbestrahlung; vgl. Abbildung 17. Die Potentialänderungen bei den von mir untersuchten Blütenblättern sind somit lediglich durch die Erwärmung beziehungsweise Abkühlung des Blütenblattes zu erklären.

Mit diesem Resultat wird klar, dass diejenigen Autoren, die von einem photoelektrischen Effekt der Blütenblätter sprechen, eigentlich die Potentialänderung meinen, die durch Temperaturänderungen im Blütenblatt verursacht wird, wobei im speziellen die Temperaturänderung durch die Infrarotstrahlung bewirkt wird; sie könnte ebenso anders herbeigeführt werden. Genaugenommen müsste bei diesen Erscheinungen vom thermoelektrischen Effekt geredet werden. Ebenso ist klar, dass

diejenigen Autoren, die keine Potentialänderungen beobachten konnten, infrarotfreie Strahlung verwendeten.

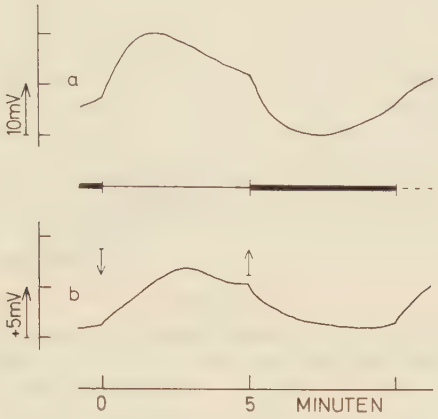


Abbildung 17

a: Potentialänderungen eines Blütenblattes von *Papaver orientale* bei Verwendung der Gesamtstrahlung (einschliesslich Infrarot). 3000 Lux, 23 °C. (Zeitachse unterbrochen: Bestrahlung mit infrarotfreiem Weisslicht); b: Potentialänderungen desselben Blütenblattes, bewirkt durch Temperaturveränderung, während sich das Blatt in Dunkelheit befand. Pfeil nach unten: Erwärmen von 23 °C auf 28 °C; Pfeil nach oben: Abkühlen von 28 °C auf 23 °C

Chlorophyllfreie Laub- und Hochblätter

Chlorophyllfreie Laub- und Hochblätter weisen bei Gesamtbestrahlung ebenfalls Potentialänderungen in der Grössenordnung 3 mV auf. Es wurden Albinoblätter von *Tradescantia formentosa* und chlorophyllfreie, weisse Hochblätter von *Davidia involucrata* untersucht. Bei Infrarotabsorption durch Filter werden diese Potentialänderungen sehr klein oder sinken ganz unter die Messgenauigkeit.

Versuche, diese Potentialänderungen annähernd durch Temperaturänderung von darüber strömender Luft bei Dunkelheit zu reproduzieren, führten zu negativem Ergebnis. Das Potential ist durch Temperaturänderung nur gering und sehr langsam zu beeinflussen. Wenn deshalb die Potentialänderung bei Gesamtbestrahlung nicht durch die Erwärmung des panaschierten Blattes hervorgerufen wird und der für die Potentialänderung verantwortliche Teil des Lichtes im Infrarot liegt, muss ein Pigment vorhanden sein, das bei einer Wellenlänge oder einem Wellenlängenbereich aus dem Infrarot absorbiert, wodurch die Potentialänderungen hervorgerufen werden.

Grüne Laubblätter

Ob die Infrarotstrahlung die photoelektrischen Potentialänderungen grüner Laubblätter zu beeinflussen vermag, wurde im folgenden Experiment untersucht. Ein grünes Laubblatt wurde mit infrarotfreier Strahlung intermittierend bestrahlt. Die

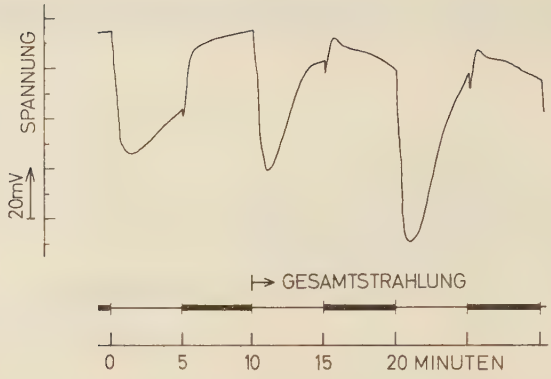


Abbildung 18

Photoelektrische Potentialänderungen bei Weissbestrahlung ohne Infrarotlicht und anschliessender Weissbestrahlung mit Infrarotlicht. *Bergenia Stracheyi*, 10800 Lux, 23 °C

Dauer der Licht- und Dunkelintervalle betrug 5 Minuten, die Temperatur 23 °C und die Lichtintensität 10800 Lux. Nach einer gewissen Zeit wird eine Konstanz erreicht. Nun wird der Infrarotfilter aus dem Strahlengang entfernt. In Abbildung 18 sind die Ergebnisse am Beispiel *Bergenia Stracheyi* (Blattoberseite) dargestellt. Es fällt auf, dass die Ausschläge bei Gesamtbestrahlung grösser sind, wie dies auch bei allen anderen Versuchen registriert wurde. Bevor der neue Kurventypus erreicht wird, ist eine Änderung des Kurvenbildes festzustellen. Die Potentialänderung, die durch die erste Gesamtbestrahlung bewirkt wird, erreicht ihren Minimalwert früher, und die darauffolgende Potentialänderung in positiver Richtung ist etwa 2,5mal grösser. Die olgende, durch Bestrahlungsunterbruch veranlasste Potentialänderung der Dunkelkurve unterscheidet sich vor allem in der Grösse des Ausschlages in positiver Richtung. Die durch die zweite Gesamtbestrahlung hervorgerufene Potentialänderung ist in ihrer Geschwindigkeit zwar gleich der vorangehenden, aber der Betrag ist wesentlich grösser geworden.

Die Absolutbeträge der maximalen Potentialdifferenz nach Bestrahlungsbeginn (L/o) beziehungsweise -unterbruch (D/o) gibt Tabelle 2 an.

Tabelle 2

Beträge der Potentialdifferenz bei infrarotfreier Bestrahlung (I) und bei Verwendung der Gesamtstrahlung (II V). Bestrahlungs- und Dunkelzeit 5 Minuten. *Bergenia Stracheyi*, 10800 Lux, 23 C. L/o: Bestrahlung der Blattoberseite; D/o: Dunkelheit; L/u: Bestrahlung der Blattunterseite

			L/o	D/o	L/u
I	mit IR-Absorption		24 mV	16 mV	14 mV
II	ohne IR-Absorption	1. Ausschlag	27 mV	7 mV	16 mV
III	ohne IR-Absorption	2. Ausschlag	35 mV	7 mV	22 mV
IV	ohne IR-Absorption	3. Ausschlag	32 mV	7 mV	21 mV
V	ohne IR-Absorption	4. Ausschlag	32 mV	7 mV	—

In der dritten Kolonne sind Daten aus einem Versuch angegeben, in dem bei sonst gleicher Versuchsanordnung die Blattunterseite belichtet wurde. Auch in diesem Falle liegen, abgesehen von der bereits beschriebenen Tatsache, dass bei Bestrahlung der Blattunterseite die Beträge viel kleiner sind, die gleichen Verhältnisse vor.

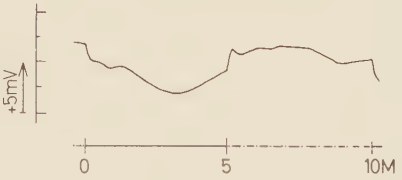
Entsprechende Beobachtungen wurden an *Pelargonium zonale* gemacht.

Wird der Infrarotfilter wieder in den Strahlengang gebracht, nachdem bei Gesamtbestrahlung keine Änderung des Kurvenbildes mehr vorliegt, verkleinert sich der erste Ausschlag nach Bestrahlungsbeginn etwa um ein Viertel, der darauffolgende ist grösser, worauf das ursprüngliche Kurvenbild wieder erscheint.

Da die Temperatur nur die Geschwindigkeit der ablaufenden Vorgänge zu beeinflussen vermag (siehe Temperaturuntersuchungen S. 136 ff.) und auf die Grösse der Potentialänderungen keinen Einfluss hat, kann es sich bei diesen Erscheinungen nicht um Temperatureffekte handeln.

Abbildung 19

Potentialänderungen beim Wechsel von Bestrahlung mit Gesamtlicht (Zeitachse ausgezogen) zu infrarotfreier Weissbestrahlung (Zeitachse unterbrochen). *Pelargonium zonale*, 10800 Lux, 23 °C. M: Minuten



Nach diesem Resultat wurde untersucht, ob auch dann Potentialänderungen auftreten, wenn wir statt Licht-Dunkel-Wechsel jetzt Gesamtstrahlung mit infrarotfreiem Weisslicht abwechseln lassen. Das Ergebnis zeigt Abbildung 19. Bei diesem Versuch wurde bei der Lufttemperatur 23 °C ein Blatt von *Pelargonium zonale* auf diese Weise bestrahlt. Beim Wechsel von Gesamtstrahlung zu infrarotfreier Strahlung verändert sich das Potential in positiver Richtung und entsprechend in negativer Richtung beim Wechsel von infrarotfreier Strahlung zu Gesamtstrahlung. Bei einer Temperaturerniedrigung in grünen Blättern tritt eine Potentialänderung in negativer Richtung auf und bei Temperaturerhöhung eine solche in positiver Richtung (S. 136). Die Reaktion auf Mitbestrahlung von Infrarot und die Reaktion auf Temperaturerhöhung sind also entgegengesetzt gerichtet, so dass die hier beschriebenen Potentialänderungen nicht durch die Erwärmung des Blattes erklärt werden können, sondern auf der Absorption einer Strahlung aus dem Infrarot beruhen müssen.

Intermittierendes Licht

In diesen Untersuchungen sollte das Verhalten der photoelektrischen Adaptation bei verschiedenen Intervallen von gleicher Licht- und Dunkeldauer untersucht werden.

Wie wir im Kapitel «Grundverlauf» sahen, liegt nach Bestrahlungsbeginn immer der Grundverlauf vor, unabhängig von den Versuchsbedingungen. Dies gilt auch für diese Untersuchungen. Bei kurzzeitiger Bestrahlung erscheint natürlich nur dessen Anfang. Die Dunkelkurve dagegen ändert ihren Verlauf je nach dem Intervall des intermittierenden Lichtes. Sind die Intervalle kleiner als 1 Minute 15 Sekunden, so

gleicht sie die bei Licht erzeugten negativen Potentialänderungen im wesentlichen aus (Abb. 22). Dadurch entsteht ein ständiges «Hin-und-Her-Schaukeln» des Potentials. Die Licht- und Dunkelkurven sind in keiner Weise symmetrisch.

In den Untersuchungen ergaben sich verschiedene Resultate. Der besseren Übersicht wegen seien sie getrennt beschrieben.

Gesamtverlauf

Beginnt die intermittierende Bestrahlung nach einer längeren Dunkelzeit, so unterscheidet sich anfänglich jede Lichtkurve von der vorhergehenden und ebenso jede Dunkelkurve. Als Gesamtverlauf bezeichne ich die von den Licht- und Dunkelkurven (intermittierende Bestrahlung) überdeckte Fläche. Diese Fläche hat einen ganz bestimmten Verlauf (Abb. 20). Nach längerer Bestrahlung mit gleichen Intervallen sind die aufeinanderfolgenden Licht- und Dunkelkurven gleich. In diesem Stadium werde ich von gleichbleibenden Potentialänderungen sprechen.

Es stellt sich die Frage, ob irgendeine Aussage über den Gesamtverlauf gemacht werden kann. Hierzu machen wir folgenden Versuch. Wir bestrahlen das Blatt einer Pflanze von *Pelargonium zonale* über 3 Stunden (vgl. Beeinflussung der photoelektrischen Adaptation S. 108) mit jeweils 30 Minuten Bestrahlungszeit und 30 Minuten Dunkelheit. Anstatt nun nach 3 Stunden 30 Minuten dauernd zu belichten, bestrahlen wir während dieser Zeit mit intermittierendem Licht von kurzen Intervallen, zum Beispiel 2,5 Sekunden, wie in Abbildung 21. Trotz dem ständigen Hell-Dunkel-Wechsel erhalten wir als Gesamtverlauf fast genau die Kurve, die bei dauernder Bestrahlung zu erwarten war; siehe Abbildung 20.

Abbildung 20

Gesamtverlauf bei intermittierender Bestrahlung. Die Fläche zwischen 2 gleich gezeichneten Kurven gibt den Bereich der dauernden, kurzzeitigen Potentialänderungen an. *Pelargonium zonale*, 40400 Lux (infrarotfreies Weisslicht), 23 ° C. Pfeil nach unten: Beginn der intermittierenden Bestrahlung. Ausgezogene dicke Linie: Dauerbestrahlung. Bereich zwischen den 2 ausgezogenen dünnen Linien: intermittierende Bestrahlung mit den Bestrahlungs- und Dunkelzeiten 1,85 s. Bereich zwischen den 2 unterbrochenen Linien: Bestrahlungs und Dunkelzeiten 30 s

Je kürzer die Intervalle des intermittierenden Lichtes gewählt werden, um so besser stimmen Gesamtverlauf und Potentialverlauf bei dauernder Bestrahlung überein. Werden die Intervalle der intermittierenden Bestrahlung verlängert, so wird das

1. Minimum und das 1. Maximum des Gesamtverlaufes später erreicht; vgl. Abbildung 20.

Verändern wir das Intervall der langandauernden Bestrahlung, das für obigen Versuch mit 30 Minuten gewählt wurde, und verwenden zum Beispiel die Dauer 15 Minuten, so sind Gesamtverlauf und Potentialverlauf auch hier ähnlich.

Damit wird also der Grundverlauf durch zwei Faktoren bestimmt. Einmal durch die Wahl des Intervalles der langdauernden Bestrahlung oder, anders gesagt, durch die Versuchsbedingungen, die vor der Messung vorliegen und den Verlauf bei dauernder Bestrahlung festlegen würden, und zweitens durch die Länge des Intervalls der kurzzeitig intermittierenden Bestrahlung.

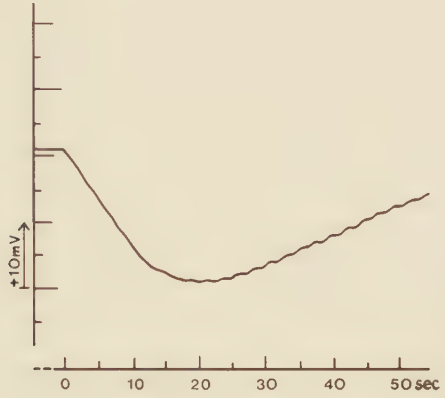


Abbildung 21

Anfangsphase des Potentialverlaufes bei intermittierender Bestrahlung nach 30 min Dunkelheit. Bestrahlungs- und Dunkelintervalle 2,5 s. *Pelargonium zonale*, 40400 Lux, 23 °C

Eine weitere Beobachtung ist das «Aufschaukeln» der Potentialänderungen. Auf Abbildung 21 sieht man zu Beginn fast gar nicht, dass es sich um eine intermittierende Bestrahlung handelt, denn es treten noch keine «Zacken» auf. Erst etwa nach dem Erreichen des 1. Minimums des Gesamtverlaufes treten mit der kurzzeitig intermittierenden Bestrahlung Potentialänderungen auf, die nach etwa 9 Minuten beim Erreichen des 1. Maximalpotentials des Gesamtverlaufes ihre volle Grösse erlangt haben.

Übergangserscheinungen bei Hell-Dunkel-Wechsel

Zu Beginn der Bestrahlung sind die Potentialänderungen am schnellsten und stärksten. Wenn wir kleine Intervalle des intermittierenden Lichtes verwenden, so findet der Bestrahlungsunterbruch dann statt, wenn die Potentialänderungen gross sind. Aus diesem Grunde ist kurzzeitig intermittierendes Licht sehr günstig, um die Vorgänge bei Licht-Dunkel-Wechsel zu beobachten.

Abbildung 22a–e zeigt die Potentialverläufe für die Intervalle 1 Minute 15 Sekunden, 1 Minute, 30 Sekunden, 10 Sekunden und 5 Sekunden. Bei den Intervallen

1 Minute 15 Sekunden und 1 Minute erfolgt nach Bestrahlungsunterbruch eine Potentialänderung in positiver Richtung, die von einer kleinen kurzzeitigen negativen unterbrochen wird und dann in gleicher Stärke weiter abläuft (Abb. 22 a und b). Setzt bei kürzeren Intervallen (Abb. 22 c–e) die Bestrahlung zu dem Zeitpunkt ein, zu dem die Potentialänderung noch in positiver Richtung ablaufen wollte, so setzt nicht

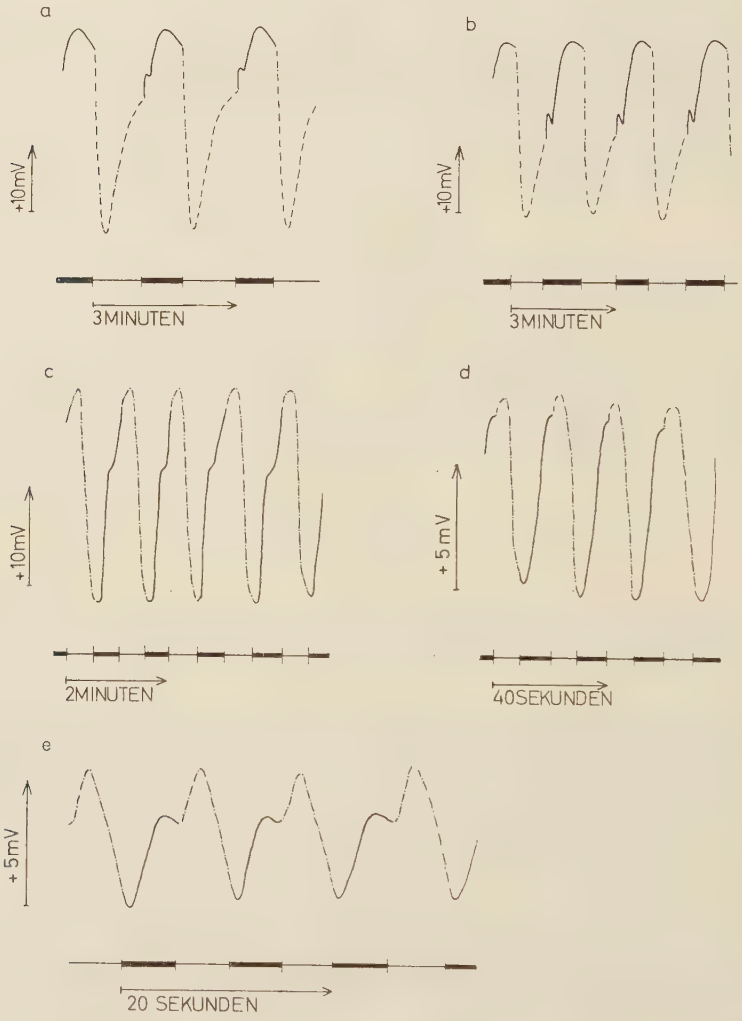


Abbildung 22

Licht- und Dunkelkurve bei verschiedener Länge der Intervalle (Bestrahlungs- und Dunkelzeiten gleich). Gleichbleibende Potentialänderungen. *Pelargonium zonale*, 8500 Lux (infrarotfreies Weisslicht), 23 ° C. Gestrichelte Linie: Potentialänderungen während der Bestrahlung. Ausgezogene Linie: während Dunkelheit. a: 1 min 15 s; b: 1 min; c: 30 s; d: 10 s; e: 5 s

sofort die negative Potentialänderung ein, sondern trotz Licht setzt sich die positive noch kurzzeitig fort. Das gleiche Verhalten gilt für Bestrahlungsunterbruch; siehe Abbildung 22.

Diese Untersuchungen zeigen, dass die Pflanze auf Bestrahlung nicht augenblicklich reagiert, sondern dass Übergangserscheinungen bei Hell-Dunkel-Wechsel und bei Dunkel-Hell-Wechsel bestehen.

Einmalige kurzzeitige Bestrahlung

Da ständig kleinere Potentialschwankungen vorliegen (siehe erstes Kapitel), kann die Zeit nicht genau begrenzt werden, die nötig ist, um bei einmaliger Bestrahlung Potentialänderung zu bewirken. Mit Sicherheit kann festgestellt werden, dass eine einmalige, 0,5 Sekunden dauernde Bestrahlung bei 40400 Lux eindeutig eine negative Potentialänderung zur Folge hat. Diese negative Potentialänderung ist jedoch nicht schnell und kurzzeitig, sondern erfolgt erst nach der Bestrahlung und geht langsam während der folgenden 10–20 Sekunden vor sich.

Folgerungen und Interpretation eines Teiles der Beobachtungen

Die Folgerung aus dem im letzten Kapitel genannten Versuch ist klar: die photoelektrischen Potentialänderungen als Gesamtvorgang werden sowohl durch Licht- als auch durch Dunkelprozesse bewirkt. Da die Potentialänderungen in diesem Versuch in negativer Richtung erfolgen, und zwar im Dunkeln, sind sicher Dunkelprozesse an den nach Bestrahlungseintritt auftretenden negativen Potentialänderungen mitbeteiligt.

Diese Erkenntnis bietet die Interpretation für das beschriebene eigenartige Verhalten in der Anfangsphase bei intermittierender Bestrahlung. Die nach der langen Dunkelzeit bei der ersten kurzzeitigen Bestrahlung durch die Chloroplasten absorbierte Lichtenergie leitet Licht- und Dunkelprozesse ein, das Potential verändert sich in negativer Richtung. Bei Bestrahlungsunterbruch nach 1,85 oder 2,5 Sekunden werden keine andersartigen Potentialänderungen ausgelöst, der Potentialverlauf geht weiter, als ob dauernd bestrahlt würde. Ein derartiger Ablauf ist nur möglich, wenn die ablaufenden Vorgänge Dunkelprozesse sind, die nach Bestrahlungsunterbruch für 1,85–2,5 Sekunden weiter ablaufen. Bei der erneut einsetzenden Bestrahlung ist keine verstärkte negative Potentialänderung zu beobachten, die wieder ablaufenden Lichtreaktionen vermögen die Geschwindigkeit der Dunkelprozesse nicht zu erhöhen. – Durch Berücksichtigung von Licht- und Dunkelprozessen kann der gleichartige Verlauf von intermittierender und dauernder Bestrahlung auf diese Weise verstanden werden.

Die Übergangserscheinungen bei gleichbleibenden Potentialänderungen sind auf die gleiche Weise zu erklären. Bei Bestrahlungsbeginn laufen die vorherigen Dunkelprozesse kurzzeitig weiter, bis durch Licht neue Dunkelprozesse eingeleitet werden, die wiederum bei Bestrahlungsunterbruch kurzzeitig weiterlaufen.

Um Missverständnisse auszuschliessen, möchte ich noch sagen, dass ich unter Lichtprozessen und Dunkelprozessen nicht rein chemische Umsetzungen verstehe, sondern Vorgänge beliebiger Art, die auf irgendeine Weise am Aufbau oder am Abbau von elektrischen Feldern beteiligt sind. Unter Lichtprozessen verstehe ich derartige lichtabhängige Prozesse und unter Dunkelprozessen solche, die auch im Dunkeln ablaufen können.

Grösse der Potentialänderungen bei verschiedener Länge der Intervalle

Zum Schluss dieses Kapitels sei folgende interessante Übereinstimmung beschrieben. Garner (1931) fand in seinen Untersuchungen die bekannte Tatsache, dass Pflanzen dann, wenn sie während eines ganzen Tages intermittierend bestrahlt werden, sich bei dem Intervall von 1 Minute schlecht ernähren können und eine Verzögerung im Wachstum auftritt. Sowohl grössere als auch kleinere Intervalle des intermittierenden Lichtes lassen wieder ein besseres Wachstum und bessere Ernährung zu.

Gaffron (1960: 237) erklärt dies dadurch, dass sich die Pflanze fortwährend in der photosynthetischen Induktion befindet, so dass sie nicht wachsen kann. In Abbildung 23 sind die maximalen Potentialänderungen bei verschiedenen Intervallängen graphisch aufgetragen. Wir sehen, dass gerade bei etwa 1 Minute die maximalen Potentialänderungen erreicht werden.

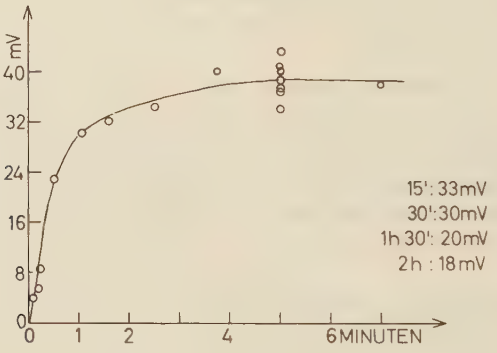


Abbildung 23

Maximale Potentialdifferenz bei verschiedener Länge der Intervalle (Bestrahlungs- und Dunkelzeiten gleich). Gleichbleibende Potentialänderungen. 8000 Lux, 23 °C. Abszisse: Intervallänge; Ordinate: maximale Potentialdifferenz (Messwert bei 5 min ist Mittelwert aus 32 Messungen)

Wenn ich bereits im voraus bemerken darf, dass einige Übereinstimmungen zwischen photosynthetischer Induktion und photoelektrischer Adaptation bestehen, so scheint mir diese Übereinstimmung nicht zufällig.

Bei Intervallen, die kleiner sind als 1 Minute, kann in der Dunkelpause die Adaptation nicht mehr so weit vor sich gehen, dass bei Bestrahlung die maximalen Potentialänderungen ablaufen, das heisst aber, dass die vorher bei Licht erfolgten Vorgänge bei Wiederbestrahlung im gewissen Sinne «weiterlaufen» können. Je kürzer die Intervalle sind, um so geringer wird die Bedeutung der dazwischenliegenden Dunkelzeit. Bei 1 Minute erfolgt die Deadaptation gerade so weit, dass die Potentialänderungen bei Bestrahlung in voller Grösse ablaufen, das heisst starke Deadaptation, anschliessend grosse Adaptation usf. Werden nun die Intervalle grösser als 1 Minute, so steht der Pflanze die Zeit, die länger als 1 Minute dauert, zur Verfügung, um nun jene Vorgänge ablaufen zu lassen, die eine Verwertung im hauptsächlich adaptierten Zustand erlauben.

Unterschiede der photoelektrischen Adaptation in ganztägigen Versuchen

Die photoelektrische Adaptation ändert sich im Verlauf der Messungen während eines ganzen Tages, auch wenn die Versuchsbedingungen konstant gehalten werden. Ziel dieser Untersuchungen war, festzustellen, ob eine gesetzmässige Abhängigkeit von der Versuchsdauer beziehungsweise der Tageszeit vorliegt, wie diese geartet ist, und in vergleichender Betrachtung aller Potentialverläufe herauszufinden, welches der grösstmögliche Unterschied zwischen zwei Potentialverläufen ist, die während desselben Tages und desselben Versuches registriert wurden. Die Abweichungen werden abgeschätzt und in Prozenten des kleinsten Wertes angegeben.

Ohne die in diesem Kapitel behandelten Versuche ist keine klare Interpretation der folgenden Temperaturuntersuchungen möglich.

Als Versuchspflanzen wurden *Pelargonium zonale* verwendet, die mindestens seit 2 Monaten unter den bereits beschriebenen künstlichen Bedingungen wuchsen. Nach Dunkeleintritt am Morgen um 8 Uhr blieben die Pflanzen 30 Minuten in Dunkelheit. Während dieser Zeit wurde die Elektrode angelegt, mit der Registrierung wurde gegen 9 Uhr begonnen. Von 8.30 bis 9 Uhr wurden die Pflanzen mit infrarotfreiem Weisslicht (50000 Lux) bestrahlt, und von nun an fortfahrend wechselte für die Pflanze eine halbe Stunde Dunkelheit mit einer halben Stunde Licht bis 20 Uhr abends. Die Temperatur betrug bei 3 Versuchen 22 °C und bei 1 Versuch 13 °C, die Luftfeuchtigkeit lag bei 50%.

Die erhaltenen Potentialkurven wurden nach zwei Gesichtspunkten ausgemessen. Erstens: Mit welcher Geschwindigkeit läuft die photoelektrische Adaptation ab oder, anders gesagt, welche Zeit ist nötig, bis ein bestimmter charakteristischer Punkt des Potentialverlaufes erreicht ist? Zweitens: Ändert sich der Betrag der Potentialänderungen? Als charakteristische Punkte für die Ausmessung wurden für die Lichtkurve das Minimalpotential und das Maximalpotential und für die Dunkelkurve das 1. Maximalpotential, das 2. Maximalpotential, sofern sie vorhanden sind, und das Minimalpotential verwendet; siehe Abbildung 24.

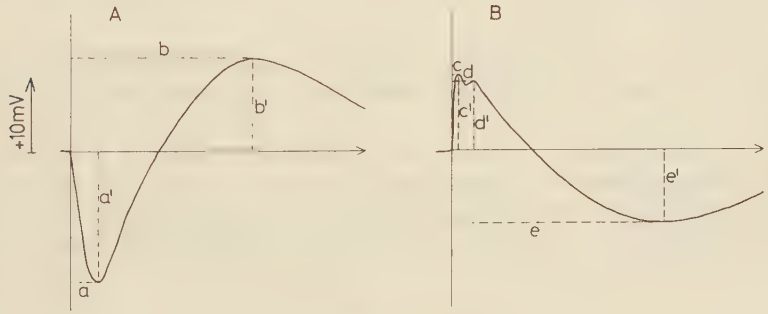


Abbildung 24

Auswahl der charakteristischen Punkte des Potentialverlaufes und deren Ausmessung. A: Anfang der Lichtkurve; B: Anfang der Dunkelkurve; a: Zeit bis zum Erreichen des Minimalpotentials; a': Betrag des Minimalpotentials (Differenz zwischen Dunkelpotential und Minimalpotential). Die anderen Grössen entsprechend

Lichtkurve

In Tabelle 3a sind die erhaltenen Resultate der Lichtkurve zusammengefasst. Abbildung 25 zeigt die graphische Darstellung für Versuch Nr. 1.

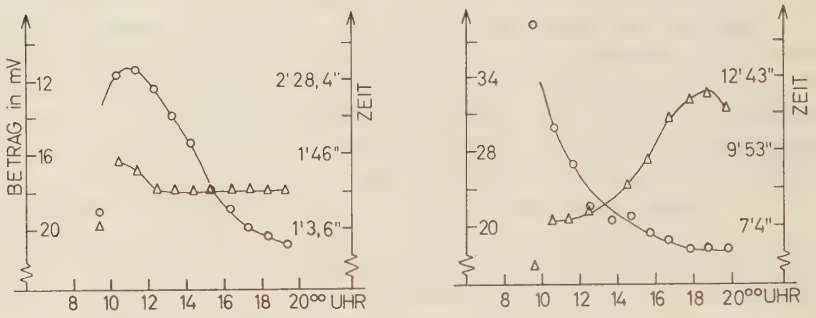


Abbildung 25

Beträge (○) und Zeit (△) des Minimalpotentials (Darstellung links) und des Maximalpotentials (Darstellung rechts) der Lichtkurve während eines Tages. Abszisse: Tageszeit

Es ergibt sich folgendes:

Die Zeit bis zum Erreichen des 1. Minimalpotentials ist am Morgen am längsten, wird bis 14 Uhr kleiner und bleibt von nun an konstant. Die grösste Abweichung wird auf 40% geschätzt.

Die Beträge des 1. Minimalpotentials werden bis etwa 11 Uhr kleiner, besitzen um diese Zeit den kleinsten Wert und nehmen von nun an bis zum Abend laufend zu. Die Zunahme kann bis zum Doppelten des kleinsten Wertes betragen.

Die Zeiten bis zum Erreichen des 1. Maximalpotentials zeigen keine Abhängigkeit von der Versuchsdauer. Die grössten Abweichungen liegen dann vor, wenn diese benötigte Zeit während des Tages laufend zunimmt. Die grösste Abweichung schätze ich auf 40%.

Die Beträge des 1. Maximalpotentials nehmen während des Tages laufend ab. Dieses Maximum wird jedoch stets deutlich ausgebildet, so dass dieser Betrag nie auf Null sinkt.

Zwischen den beiden Extremwerten, dem 1. Minimum und dem 1. Maximum, kann keine Beziehung hergestellt werden. Daraus muss man schliessen, dass nicht der gleiche Vorgang in der Pflanze für die Ausbildung der Extremwerte verantwortlich ist, sondern dass hier zwei mindestens zum Teil voneinander unabhängige Vorgänge eine Rolle spielen.

Tabellen 3a und 3b

Beträge und Geschwindigkeit der photoelektrischen Adaptation in ganztägigen Versuchen. *Pelargonium zonale*, Bestrahlungs- und Dunkelzeiten 30 Minuten, 50000 Lux

V. Nr.: Versuchsnummer. Temp.: Temperatur (in °C) während des Versuches. Zeiten: Bereich zwischen kürzester und längster Zeit, die nötig ist, um das entsprechende Potential zu erreichen (angegeben in mm; 1 mm entspricht 21,2 s). Rel. Abw.: Differenz zwischen längster und kürzester Zeit, in Prozent der kürzesten Zeit (= 100 %) ausgedrückt. Verlauf: Kurvenverlauf, wobei die entsprechenden Werte in Abhängigkeit von der Tageszeit aufgetragen sind. Beträge: Differenz zwischen dem Potential des betrachteten Punktes und dem Potential kurz vor Licht- beziehungsweise Dunkeleintritt (angegeben in mV). Max. Diff.: Differenz zwischen dem grössten und dem kleinsten Potentialbetrag, angegeben in mV

a) Lichtkurve

Zeiten bis zum Erreichen des 1. Minimums während eines Tages

V. Nr.	Temp.	Zeiten	Rel. Abw.	Verlauf
1	22	4,8–4	20	abnehmend (s. Abb.)
2	22	5 –4	25	abnehmend
3	22	5 –4	25	abnehmend
4	13	8,6–6,5	32	abnehmend

Grösste Schwankung zirka 40 %

Beträge des 1. Minimums während eines Tages

V. Nr.	Temp.	Beträge			Max. Diff.	Verlauf
1	22	–19	–11,5	–21	10	9.30–11.30 ab-, dann zunehmend
2	22	–13,5	–10	–22,5	12,5	9.30–11.30 ab-, dann zunehmend
3	22	–16,5	–11,5	–17	5,5	9.30–10.30 ab-, dann zunehmend
4	13	–22	–19,2	–29	10	9.30–11.30 ab-, dann zunehmend

Die unter «Beträge» angegebenen 3 Spalten liegen zu den Zeiten vor, die unter «Verlauf» angegeben sind

Zeiten bis zum Erreichen des 1. Maximums während eines Tages

V. Nr.	Temp.	Zeiten	Rel. Abw.	Verlauf
1	22	26–33,5	21	zunehmend (s. Abb.)
2	22	31–34	9	schwankend
3	22	24–28	12	schwankend
4	13	35–52	34	zunehmend

Grösste Schwankung zirka 40 %

Beträge des 1. Maximums während eines Tages

V. Nr.	Temp.	Beträge	Max. Diff.	Verlauf
1	22	42–18	24	abnehmend (s. Abb.)
2	22	50– 8	42	abnehmend
3	22	28– 8	20	abnehmend
4	13	38–24,5	13,5	schwach abnehmend

b) Dunkelkurve

Zeiten bis zum Erreichen des 1. und 2. Maximums während eines Tages

V. Nr.	Temp.	Zeiten (1. und 2. Max.)		Rel. Abw.		Verlauf	
1	22	1,2–0,8	4,0–3,0	50	33	s. Abb.	s. Abb.
2	22	— —	3,0–2,0	—	50	—	abnehmend
3	22	— —	3,0–2,2	—	45	—	abnehmend
4	13	1,2–1,0	— —	20	—	abnehmend	—

Grösste Schwankung zirka 50 %

Beträge des 1. und 2. Maximums während eines Tages

V. Nr.	Temp.	Beträge (1. und 2. Max.)		Max. Diff.		Verlauf	
1	22	0,8–1,3	15 – 8,2	0,5	6,8	s. Abb.	s. Abb.
2	22	— —	22,5–17	—	5,5	—	schwankend
3	22	— —	18,5–10,5	—	8	—	zu-, dann
4							abnehmend
	13	11,5–6,5	— —	5	—	abnehmend	

Zeiten bis zum Erreichen des 1. Minimums

V. Nr.	Temp.	Zeiten	Rel. Abw.	Verlauf
1	22	35–27	30	schwankend
2	22	81–37	110	bis 11 zu-, dann abnehmend
3	22	30–26	12	schwankend abnehmend
4	13	51–35	48	abnehmend

Grösste Schwankung über 100 %

Beträge des 1. Minimums während eines Tages

V. Nr.	Temp.	Beträge	Max. Diff.	Verlauf
1	22	–8 bis –31	23	zunehmend
2	22	–21 bis –10	11	abnehmend
3	22	–17 bis –31	14	zunehmend
4	13	–19,5 bis –34	14,5	zunehmend

Dunkelkurve

Die an den Dunkelkurven gewonnenen Resultate sind weniger klar. Beim Vergleich der Potentialverläufe stellen sich grössere Unterschiede heraus, als dies bei den Lichtkurven der Fall ist. Es schwanken nicht nur die Werte sehr stark, sondern das Kurvenbild selbst ist verschieden. Wird, wie in diesen Versuchen, nach 30minütiger Bestrahlung das Licht unterbrochen, so setzt bei *Pelargonium zonale* immer eine Potentialänderung in positiver Richtung ein. Aber schon bei den nächsten Potentialänderungen treten Verschiedenheiten auf. Es können deutlich zwei Maxima ausgebildet werden (Abb. 3 c und d), es kann ein Maximum deutlich und das zweite schwach ausgebildet werden (Abb. 3 a), oder es liegt überhaupt nur ein Maximum vor (Abb. 3 b). Diese Tatsache macht den Vergleich von Potentialkurven aus verschiedenen Versuchen schwierig.

Die beiden Maxima wurden etwas genauer untersucht. Es ist merkwürdig, dass bereits mit dem ersten Kurvenbild, das am Morgen registriert wird, festliegt, ob nur das 1. Maximum oder nur das 2. Maximum oder beide zugleich im Verlauf des ganzen Versuches ausgebildet werden. Wird also am Morgen eine Zweigipfeligkeit festgestellt, so kann man auch noch nach 10 Stunden Messung zwei Maxima feststellen. Welche Ursachen für die Ausbildung der Maxima verantwortlich sind, konnte nicht festgestellt werden. Weiter fiel mir auf, dass bei Ausbildung von zwei Maxima eine gegenseitige Abhängigkeit vorliegt. Abbildung 26 bestätigt dies. Jede Veränderung der Geschwindigkeit und des Betrages ist bei beiden Maxima gleichartig.

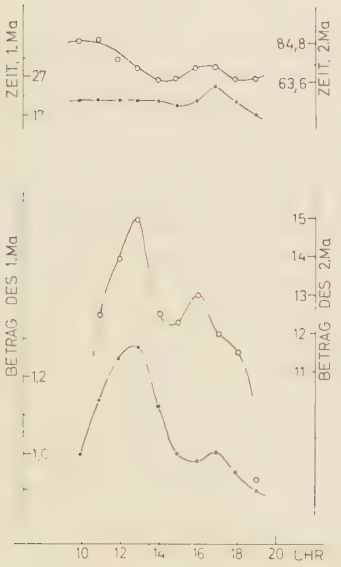


Abbildung 26

Zusammenhang zwischen 1. und 2. Maximum der Dunkelkurve. Abszisse: Tageszeit. Beträge (untere Darstellung) in mV und Zeit (obere Darstellung) in sec. Punkte: 1. Maximum; Kreise: 2. Maximum

Aus den Versuchswerten in Tabelle 3b ergibt sich, dass weder die Geschwindigkeit noch die Grösse der Potentialänderungen eine gesetzmässige Abhängigkeit von der Versuchsdauer zeigen und dass die Abweichungen bis über 100% betragen können.

Aus dem bis jetzt Dargestellten könnte geschlossen werden, dass die hier gemessenen Abweichungen durch die Tageszeit verursacht werden. Dieser Schluss darf nicht gezogen werden.

Als ich bei einem gleichen Versuch nach 6 Stunden feststellte, dass sich der elektrische Kontakt verschlechtert hatte, legte ich die Elektrode neu an, ohne sonst etwas zu ändern. Ich stellte fest, dass sich die Beträge und die Geschwindigkeit zum Teil bis über das Doppelte veränderten und von nun an neuartige Abweichungen während der nächsten 6 Stunden auftraten. Daraus sieht man, dass das Anlegen der Elektrode einen deutlichen Einfluss besitzt. In einem anderen Versuch wurde die Elektrode erst gegen Mittag angelegt und von nun an der Versuch 12 Stunden lang durchgeführt. Es ergaben sich ebenfalls andere Resultate.

Diese zwei Beispiele zeigen, dass die Unterschiede, die hier bestimmt werden, durch die vor und während der Messung vorhandenen Versuchsbedingungen, und zwar in jeder Hinsicht, bedingt sind und an und für sich wenig mit der Tageszeit zu tun haben.

Es wurde der Einfluss der Temperatur auf das Ruhepotential bei Dunkelheit und bei Licht sowie die Abhängigkeit der photoelektrischen Adaptation von der Temperatur untersucht. Es wurde *Pelargonium zonale* verwendet.

Bei diesen Untersuchungen wurde abweichend von den anderen ein schwacher Luftstrom über die Pflanze geleitet, um die gewünschten Temperaturänderungen zu ermöglichen. In vier ganztägigen Versuchen wurde geprüft, ob dies zulässig ist, und es zeigte sich, dass keine Abweichungen der Potentialverläufe bei strömender Luft gegenüber denen bei ruhender Luft festzustellen waren, die ausserhalb der im vorhergehenden Kapitel angegebenen Abweichungen lagen.

Die Beeinflussung des Ruhepotentials durch die Temperatur

Jede Pflanze hat nach einer gewissen Dunkelzeit bei Konstanz aller Bedingungen ein Ruhepotential erreicht. Wird nun bei vollkommener Dunkelheit allein die Temperatur von schwach strömender Luft geändert, so zeigt sich eine Änderung des Ruhepotentials.

Bei Temperaturerhöhung in Dunkelheit erfolgt eine positive Potentialänderung, der eine weitere in negativer Richtung folgt, bis ein neues, negativeres Ruhepotential erreicht wird; siehe Abbildung 27 A. Bei Temperaturerniedrigung ist der entsprechende, jetzt allerdings in entgegengesetzter Richtung ablaufende Vorgang zu beobachten; siehe Abbildung 27 B.

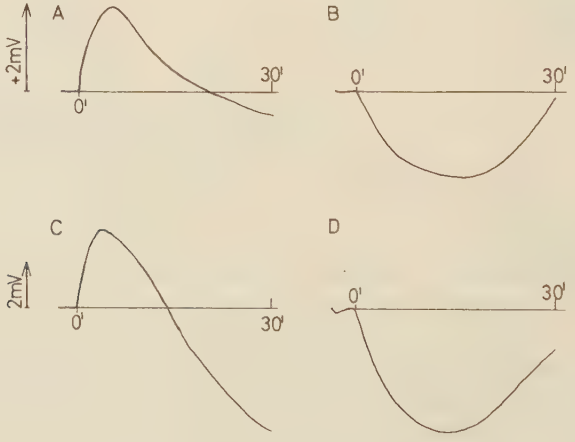


Abbildung 27

Die Wirkung einer Temperaturänderung auf das Ruhepotential bei Dunkelheit (A und B) und bei Bestrahlung (C und D). Abszisse: Zeit in min. Beginn der Temperaturänderung zum Zeitpunkt 0 min. A: Erwärmen von 18 °C auf 25 °C in Dunkelheit; B: Abkühlen von 25 °C auf 18 °C in Dunkelheit; C: Erwärmen von 19 °C auf 25 °C bei Bestrahlung; D: Abkühlen von 30 °C auf 22 °C bei Bestrahlung. Intensität während der Bestrahlung 50000 Lux (infrarotfrei)

Ähnliche Erscheinungen zeigt das Ruhepotential bei dauernder Bestrahlung; siehe Abbildung 27 C und D. Der Einfluss der Temperatur ist hier jedoch viel grösser. Bei

der Temperaturerhöhung von 19 °C auf 25 °C ist hier das neue Ruhepotential um 9 mV negativer, während sich das Ruhepotential nur um 1–2 mV verschiebt bei einer Temperaturerhöhung von 18 °C auf 25 °C in Dunkelheit.

Die Abkühlung der schwach strömenden Luft ging nicht so schnell vor sich wie die Aufheizung. Auf diese Tatsache führe ich die Unterschiede der Potentialverläufe bei Aufheizen und Abkühlen zurück.

Die Potentialänderungen in Dunkelheit und in Licht sind wohl betraglich verschieden, im Verlauf aber gleichartig. Daraus muss geschlossen werden, dass diese Temperaturänderungen Vorgänge ähnlicher Art beeinflussen.

Die Abhängigkeit der photoelektrischen Adaptation von der Temperatur

Versuchsanordnung

In 5 Versuchen wurde der Einfluss der Temperatur auf die photoelektrische Adaptation untersucht. Es wurde *Pelargonium zonale* verwendet, das unter den geschilderten künstlichen Bedingungen wuchs. Die Pflanze wurde, wie im vorhergehenden Kapitel beschrieben ist, mit halbstündigen Intervallen von 8 Uhr morgens, beginnend mit einer halben Stunde Dunkelheit, infrarotfrei bestrahlt. Die Lichtintensität betrug 50000 Lux, die Luftfeuchtigkeit lag bei 50%.

Die Temperatur wurde im Laufe des Tages stufenweise verändert. In 2 Versuchen wurde sie ab 11 Uhr allmählich erhöht, in 2 Versuchen wurde am Morgen die Luft aufgeheizt und von nun an stufenweise abgekühlt, und in einem weiteren Versuch wurde die Temperatur stufenweise erhöht und direkt anschliessend abgekühlt. Diese Unterscheidung zwischen Temperatursteigerung und Temperatursenkung zu machen schien mir notwendig, da eine nachwirkende Beeinflussung durch die Temperatur nicht ausgeschlossen werden darf. Die Richtigkeit dieser Annahme wird sich bestätigen.

Lichtkurve

Bevor ich auf Daten eingehe, möchte ich den Einfluss der Temperatur auf die Lichtkurve beschreiben. In Abbildung 28 sehen wir 3 Lichtkurven bei verschiedenen Temperaturen. Die Zeit, nach der die Extremwerte (Minimal- und Maximalpotential) erreicht werden, ist bei 22,8 °C um ein Drittel kleiner als bei 14 °C; vgl. Abbildung 28 a mit Abbildung 28 b. (Zur Ausmessung der Kurven betrachte man Abb. 24.) Gleichzeitig bildet die Kurve bei 22,8 °C ein 2. Minimum aus. Dies ist leicht erklärlich, denn wenn die beiden ersten Extremwerte früher erreicht werden, ist zu erwarten, dass der 3. Extremwert, das 2. Minimum, früher ausgebildet wird. Bei 14 °C laufen die Vorgänge so langsam ab, dass das Licht unterbrochen wird, bevor der 3. Extremwert erreicht wird (Abbildung 28 a). Bei 30 °C werden alle drei Extremwerte noch schneller erreicht, und es ist an das 2. Minimum anschliessend eine positive Potentialänderung vorhanden, die bei 22 °C noch nicht vorlag. Mit steigender Temperatur werden also die Extremwerte des Potentialverlaufes früher erreicht, oder, anders gesagt, mit steigender Temperatur nimmt die Geschwindigkeit der Vorgänge zu. Auch die Extremwerte schwanken. Diese Schwankungen zeigen jedoch keine einheitliche Tendenz.

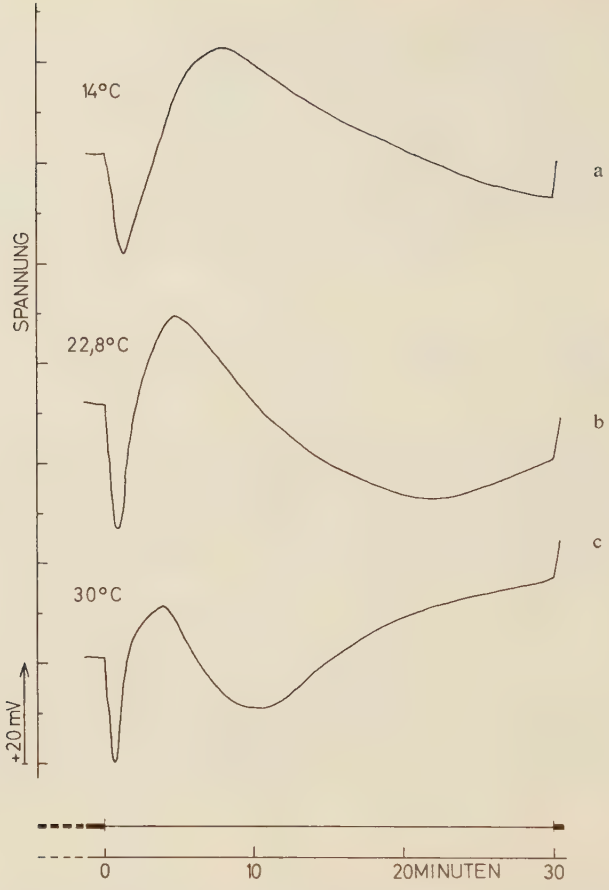


Abbildung 28

Photoelektrische Adaptation von *Pelargonium zonale* bei verschiedenen Temperaturen. 50000 Lux (infrarotfrei)

Nun möchte ich auf die einzelnen Kriterien (vgl. Abb. 24) eingehen, den Haken, das 1. Minimum und das 1. Maximum. Anschliessend bespreche ich die an den ausgewählten Punkten der Lichtkurve gewonnenen Resultate wieder in Hinblick auf den ganzen Potentialverlauf.

Haken

Bereits in der Beschreibung des Grundverlaufes wurde der Haken erwähnt. Auch in diesen Untersuchungen konnte er nicht immer beobachtet werden. Bei den 2 Versuchen mit steigender Temperatur trat er nur unterhalb 23 °C auf. Bei einem Versuch mit fallender Temperatur trat er erst auf, nachdem die Temperatur kleiner als 18 °C war. Ein Versuch aus den Untersuchungen Seite 131 ff. wurde bei 13 °C durchgeführt.

Dort konnte bei allen Potentialverläufen der Haken festgestellt werden. Diese Tatsachen sprechen dafür, dass tiefe Temperaturen das Auftreten des Hakens fördern. Da aber in 2 weiteren Versuchen dieser Untersuchungen ebenfalls tiefe Temperaturen verwendet wurden und hier kein Haken auftrat, muss geschlossen werden, dass die Temperatur nur ein Faktor unter anderen ist, der das Auftreten des Hakens beeinflusst.

1. Minimum

Zeiten

Im vorhergehenden Kapitel sahen wir, dass diese Zeit bei konstanten Versuchsbedingungen maximal um 40% des kleinsten Wertes schwankt und dass sie von Morgen gegen Abend laufend kleiner wird.

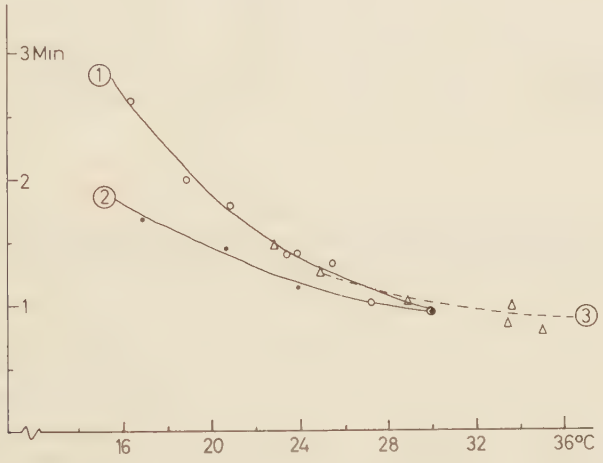


Abbildung 29

Die Zeit bis zum Erreichen des Minimalpotentials in Abhängigkeit von der Temperatur. Kurve 1: Temperatur stufenweise erhöht; Kurven 2 und 3: Temperatur stufenweise erniedrigt. Kurven 1 und 2 sind Daten aus demselben Versuch. 50000 Lux

Der in allen Versuchen gefundene Sachverhalt sei an Abbildung 29 erklärt. Wir sehen 3 Kurven. Bei Kurve 1 wurde die Temperatur stufenweise erhöht und in Kurven 2 und 3 stufenweise gesenkt. Kurven 1 und 2 sind Daten aus demselben Versuch.

Man sieht deutlich, dass die Zeit bis zum Erreichen des 1. Minimums mit zunehmender Temperatur kleiner wird. Bei Kurve 1 beträgt diese Änderung 270%, wenn man wiederum die kleinste Zeit gleich 100% setzt. Die Änderung liegt also weit über dem Wert, der als maximale Abweichung während eines Tages geschätzt wurde. Im Bereich tiefer Temperaturen ist die Temperaturabhängigkeit viel grösser als bei höheren Temperaturen. – Es besteht ein Unterschied zwischen fallender und steigender Temperatur. Kurve 2 (fallende Temperatur) ist weniger steil als Kurve 1 (steigende Tem-

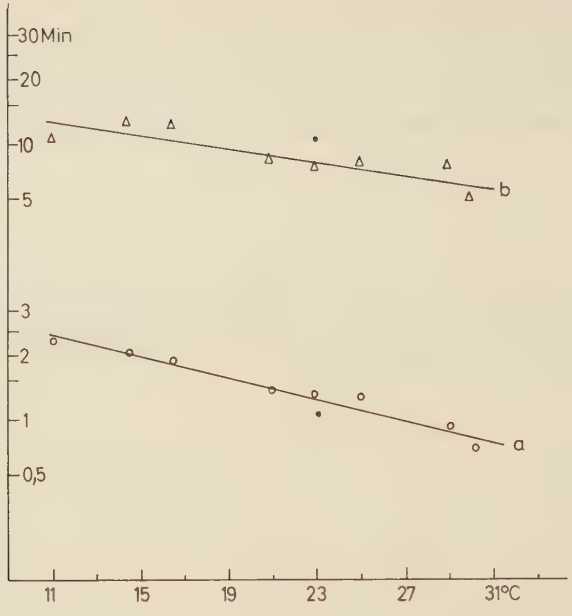


Abbildung 30

Die Zeit bis zum Erreichen des Minimalpotentials (Gerade a) und des Maximalpotentials (Gerade b) in Abhängigkeit von der Temperatur. Temperatur allmählich erhöht. 50000 Lux (● Kontrollmessung)

peratur). Dies erklärt sich meiner Meinung nach dadurch, dass sich jeder Eingriff vor der Messung immer in dieser bemerkbar macht, wie dies ja bereits ausführlich beschrieben wurde.

Tragen wir die Punkte logarithmisch auf, so erhalten wir eine Gerade (Abbildung 30). Die Geschwindigkeit der photoelektrischen Vorgänge zeigt also eine exponentielle Temperaturabhängigkeit. Für den Anstieg der logarithmischen Geraden (10-Logarithmus) wurde folgender Wertbereich aus den 5 Versuchen ermittelt.

m ist das Mass für die Krümmung der Exponentialkurve; ist m gross, so ist auch die Änderung der Temperaturabhängigkeit gross.

Temperatur steigend: $0{,}25 \leq m_1 \leq 0{,}45$
Temperatur fallend: $0{,}23 \leq m'_1 \leq 0{,}31$
$m_1 \geq m'_1$

Beträge

Im vorhergehenden Kapitel sahen wir, dass die Potentialbeträge des 1. Minimums von 9.30 bis zirka 11 Uhr abnehmen und dann zunehmen. Es wurden Abweichungen der Beträge bis zu 12,5 mV festgestellt.

In Tabelle 4 sind die Resultate zusammengefasst. Die Schwankungen des Potentialbetrages sind bei starken Temperaturänderungen nicht grösser als bei konstanten

Tabelle 4

Betrag des 1. Minimums in Abhängigkeit von der Temperatur. V. Nr.: Versuchsnummer; Temp. änd.: Temperaturbereich, in dem gemessen wurde, angegeben in °C; Max. Diff.: Differenz des grössten und kleinsten Potentialbetrages, angegeben in mV; Art d. Temp. abh.: Bild der Kurve, wenn die Potentialbeträge in Abhängigkeit der Temperatur aufgetragen werden

V. Nr.	Temp. änd.	Max. Diff.	Art d. Temp. abh.
1	12 –21	13	schwankend
2	25 –14	6,5	linear zunehmend
3	11 –29	7,5	schwankend
4	35 –23	11,4	konvex abnehmend
5	16,5–30	—	Punkte verstreut
	30 –17	—	Punkte verstreut

Versuchsbedingungen. Die Potentialbeträge, in Abhängigkeit von der Temperatur graphisch aufgetragen, zeigen keine einheitliche Tendenz. Die Temperatur hat also keinen Einfluss auf die Grösse des Minimalpotentials. Die mehrmals durchgeführten Kontrollmessungen, in denen die Temperatur am Ende des Versuches um etwa 10 °C verändert wurde, zeigen den gleichen Sachverhalt, es ändert sich zwar die Geschwindigkeit der photoelektrischen Potentialänderungen, aber nicht deren Betrag.

1. Maximum

Zeiten

Die Zeit bis zum Erreichen des 1. Maximums schwankt während eines Tages maximal um 40% des kleinsten Wertes, es besteht keine Gesetzmässigkeit, nach der sich diese Zeit im Verlaufe des Versuches verändert.

In Abbildung 31 sehen wir die graphische Darstellung für das 1. Maximum, entsprechend Abbildung 29.

Auch hier beträgt die Änderung weit über 40%, nämlich bei Kurve 2 230%. Es liegt also wiederum eindeutig Temperaturabhängigkeit vor. Diese ist, ebenfalls wie beim 1. Minimum, exponentiell (Abb. 30). Mit zunehmender Temperatur werden die Zeiten bis zum Erreichen des 1. Maximums ebenfalls kleiner, allerdings ist hier bei 33 °C noch eine deutliche Temperaturabhängigkeit festzustellen, während die Zeiten bis zum Erreichen des 1. Minimums in diesem Bereich fast temperaturunabhängig sind.

Es besteht aber folgender Unterschied. War in Abbildung 29 Kurve 1 stärker gekrümmt als Kurve 2, so ist es hier gerade umgekehrt. Beim 1. Maximum liegt also nicht bei steigender, sondern bei fallender Temperatur eine stärkere Temperaturabhängigkeit vor. Geben wir dies wieder zahlenmässig im Anstieg der logarithmischen Geraden an, so erhalten wir folgende Werte:

Temperatur steigend: $0{,}2 \leq m_2 \leq 0{,}3$
Temperatur fallend: $0{,}28 \leq m'_2 \leq 0{,}46$
$m_2 \leq m'_2$

Beträge

Die Potentialbeträge des 1. Maximums nehmen während eines Tages bei konstanten Versuchsbedingungen ab. Es wurden Betragsänderungen bis zu 42 mV festgestellt.

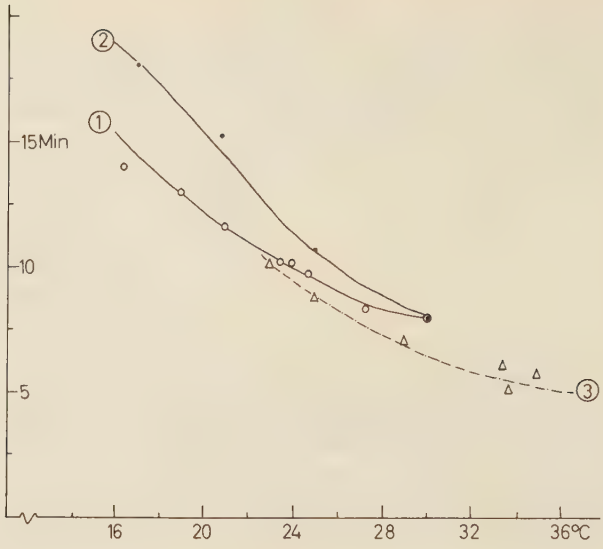


Abbildung 31

Zeit bis zum Erreichen des Maximalpotentials in Abhängigkeit von der Temperatur. Kurve 1: Temperatur stufenweise erhöht; Kurven 2 und 3: Temperatur stufenweise gesenkt. Kurven 1 und 2 sind Daten desselben Versuches. 50000 Lux

Tabelle 5

Betrag des 1. Maximums in Abhängigkeit von der Temperatur. Angaben der Grössen siehe Tabelle 4 (S. 141)

V. Nr.	Temp. änd.	Max. Diff.	Art d. Temp. abh.
1	12 –21	21,5	abnehmend
2	25 –14	3,5	ca. konstant
3	11 –29	17,5	abnehmend
4	35 –23	3,7	schwach abnehmend
5	16,5–30	10	schwach zunehmend
	30 –17	5	abnehmend

In Tabelle 5 sind die Resultate zusammengefasst. Die Schwankungen der Potentialbeträge liegen unterhalb der bereits bei konstanten Versuchsbedingungen beobachteten Abweichungen. Auch die Beträge des 1. Maximums sind deshalb temperaturunabhängig.

Zusammenhang zwischen dem 1. Minimum und dem 1. Maximum

Die gleichartige exponentielle Temperaturabhängigkeit beider Extremwerte lässt vermuten, dass ein Zusammenhang zwischen den Zeiten besteht, die nötig sind, um bei den entsprechenden Temperaturen die Extremwerte zu erreichen. Das einfachste wäre eine direkte Proportionalität; in Abbildung 28 müsste dann Kurve b oder c aus Kurve a errechnet werden können, indem man die Potentialkurve in Richtung der

Zeitachse stauchen würde. Das ist jedoch nicht der Fall. Es besteht folgender Zusammenhang. Sei $t(1)$ die Zeit bis zum Erreichen des 1. Minimums, $t(2)$ die Zeit bis zum Erreichen des 1. Maximums und i und j beliebige konstante Zahlen (i und j variieren je nach Versuch), so ist $t(1) \cdot i + j = t(2)$. Dies bedeutet also bei Abbildung 32 (für diesen Versuch ist $i = 6{,}6$ und $j =$ ca. 1): Multipliziere ich die Zeit bis zum Erreichen des 1. Minimums mit $i = 6{,}6$ und addiere dazu $j = 1$, so erhalte ich die Zeit, die nötig ist, um das 1. Maximum zu erreichen. Nur wenn $j = 0$ würde, wäre Proportionalität vorhanden. Dieser Fall trat jedoch nie ein.

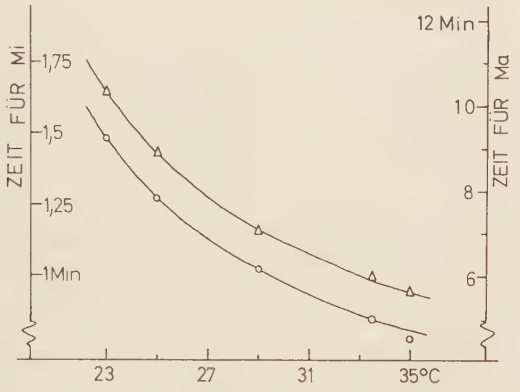


Abbildung 32

Zusammenhang zwischen Minimalpotential und Maximalpotential hinsichtlich der Zeit, die bis zum Erreichen dieser Werte bei verschiedenen Temperaturen benötigt wird. Minimalpotential: untere Kurve (⊙); Maximalpotential: obere Kurve (△)

Dunkelkurve

In dem vorhergehenden Kapitel wurde festgestellt, dass die Dunkelkurve bei konstanten Versuchsbedingungen wesentlich stärker variiert als die Lichtkurve. Die Resultate an der Dunkelkurve sind weniger eindeutig als diejenigen der Lichtkurve. Aus diesem Grunde gehe ich nur knapp darauf ein; sie sind in Tabelle 6 ausführlich angegeben.

1. Maximum

Die Zeiten bis zum Erreichen des 1. Maximums zeigen klar eine Temperaturabhängigkeit. Die bei konstanten Versuchsbedingungen festgestellte Abweichung lag bei etwa 50%, während hier eine Änderung um zirka 300% vorliegt. Die Art der Temperaturabhängigkeit konnte wegen der zu grossen Streuung der Punkte nicht festgestellt werden. Die Betragsgrösse kann auch hier durch die Temperatur nicht signifikant beeinflusst werden.

2. Maximum

Bei dem 2. Maximum zeigen weder die Zeiten noch die Beträge eine durch die Temperaturänderung verursachte eindeutige Grössenänderung.

Tabelle 6

Temperaturabhängigkeit der Dunkelkurve. Angaben der Grössen siehe Tabelle 3 (S. 133)

Zeiten bis zum Erreichen des 1. Maximums

V. Nr.	Temp. änd.	Zeiten	Rel. Abw.	Verlauf
1	12–21	1,2–0,6	100	schwankend abnehmend
2	25–14	—	—	—
3	11–29	1,6–0,5	220	schwankend abnehmend
4	35–23	0,9–0,2	350	schwankend abnehmend
5	16–30	0,9–0,6	50	schwankend abnehmend
	30–17	1 –0,6	66	schwankend abnehmend

Beträge des 1. Maximums

V. Nr.	Temp. änd.	Beträge	Max. Diff.	Verlauf
1	12–21	3,8–5,6	1,8	schwankend
2	25–14	—	—	—
3	11–29	12,8–9,8	3	schwankend
4	35–23	12 –0,5	11,5	abnehmend
5	16–30	6 –1,5	4,5	schwankend
	30–17	8 –1,5	6,5	abnehmend

Zeiten bis zum Erreichen des 2. Maximums

V. Nr.	Temp. änd.	Zeiten	Rel. Abw.	Verlauf
1	12–21	5 –3,5	43	zu-, dann abnehmend
2	25–14	2,9–4,9	69	schwankend
3	11–29	—	—	—
4	35–23	3 –2	50	schwankend abnehmend
5	16–30	3,5–2	75	abnehmend
	30–17	3 –2	50	abnehmend

Beträge des 2. Maximums

V. Nr.	Temp. änd.	Beträge	Max. Diff.	Verlauf
1	12–21	3 –7	4	ab-, dann zunehmend
2	25–14	4,2–8,2	4	zunehmend
3	11–29	—	—	—
4	35–23	10,5–0	10,5	abnehmend
5	16–30	ca. 2–1	1	abnehmend
	30–17	6 –1	5	abnehmend

Zeiten bis zum Erreichen des 1. Minimums

V. Nr.	Temp. änd.	Zeiten	Rel. Abw.	Verlauf
1	12–21	62–26	138	abnehmend
2	25–14	55–42	32	abnehmend
3	11–29	40–17	135	abnehmend
4	35–23	29–14	107	abnehmend
5	16–30	30–13	130	abnehmend
	30–17	30–19	58	abnehmend

Beträge des 1. Minimums

V. Nr.	Temp. änd.	Beträge	Max. Diff.	Verlauf
1	12–21	19 –37	18	schwankend
2	25–14	13 –14,5	1,5	schwankend
3	11–29	33 – 8,5	24,5	schwankend abnehmend
4	35–23	8,5–13	4,5	schwankend
5	16–30	39 –11	28	schwankend
	30–17	12,5–11	1,5	schwankend

1. Minimum

Die Zeiten bis zum Erreichen des 1. Minimums zeigen eine Tendenz, mit steigender Temperatur abzunehmen. Jedoch ist die Änderung nicht gross genug, um daraus auf eine Temperaturabhängigkeit schliessen zu können. Bei den Beträgen ist keine Beeinflussung durch die Temperatur festzustellen.

Zusammenfassende Betrachtung der Untersuchungen über den Temperatureinfluss

Die Potentialbeträge des Minimal- und des Maximalpotentials der Lichtkurve sind durch die Temperaturänderungen nicht zu beeinflussen.

Die Zeiten bis zum Erreichen beider Extremwerte sind deutlich temperaturabhängig, und zwar derart, dass mit zunehmender Temperatur die Geschwindigkeit zunimmt, mit der die Potentialänderungen durchlaufen werden. Die Zunahme der Geschwindigkeit ist aber nicht an allen Stellen (zu allen Zeiten) des Potentialverlaufes gleich, sondern die beiden Extremwerte besitzen jeder für sich eine Gesetzmässigkeit, nach der sie sich bei Änderung der Temperatur verhalten. Würde die Geschwindigkeit an allen Stellen des Potentialverlaufes gleichmässig zunehmen, so müssten wir schliessen, dass die Potentialänderungen nur durch einen einzigen Vorgang hervorgerufen werden, der eben eine ganz bestimmte und sich in der ganzen Kurve zeigende Geschwindigkeitsänderung hat. Da dies aber nicht der Fall ist, bleibt nur noch die Möglichkeit, dass mindestens zwei zum Teil voneinander unabhängige Vorgänge mit diesen Potentialänderungen erfasst werden. Bereits im vorigen Kapitel konnte dies schon gefolgert werden. Das unterschiedliche Verhalten beider Extremwerte bei zu- und abnehmender Temperatur spricht ebenfalls für diese Tatsache. Die Temperaturabhängigkeit ist, wie festgestellt, für beide Extremwerte exponentiell. Diese mindestens zwei Vorgänge müssen deshalb vom physikalisch-chemischen Gesichtspunkt aus ähnlich sein. Eine derartig exponentielle Temperaturabhängigkeit scheint mir darauf hinzuweisen, dass unter diesen Versuchsbedingungen chemische oder elektrochemische und nicht photochemische Reaktionen die Geschwindigkeit, mit der diese elektrischen Vorgänge ablaufen, begrenzen.

Diskussion

Für die enge Beziehung zwischen Photosynthesevorgängen und photoelektrischen Potentialänderungen sprechen zwei neue wichtige Resultate dieser Untersuchungen: Erstens, dass in den Chlorophyllfarbstoffen die Absorption der Lichtenergie oder eines Teiles derselben erfolgt, die die photoelektrischen Potentialänderungen bewirkt,

und zweitens, dass die photoelektrischen Potentialänderungen durch Licht- und Dunkelprozesse erzeugt werden.

Die Antwort auf die Frage, welcherart diese Beziehung sei, ist jedoch schwierig.

Meine Untersuchungen an Herbstblättern führten mich zu der Annahme, die bereits Waller (1925) machte, dass die photosynthetische Aktivität und die Grösse der Potentialänderungen in derartiger Beziehung stehen, dass bei Vergrösserung der Photosyntheserate nach den Induktionsvorgängen stets eine Vergrösserung der photoelektrischen Potentialänderungen beim Dunkel-Licht-Wechsel erfolgt und umgekehrt.

Diese Annahme wird durch Ergebnisse anderer Autoren gestützt. Bereits A. D. Waller (1900) und J. C. Waller (1929) weisen darauf hin, dass CO_2-Gehaltserhöhung (1–3% bzw. 5%) Vergrösserung der Potentialänderungen zur Folge hat. Christ (1955) konnte zeigen, dass die Grösse der photoelektrischen Potentialänderungen die gleiche Abhängigkeit von der Lichtintensität aufweist wie die Photosynthese.

In meinen Untersuchungen über den Temperatureinfluss konnte keine Vergrösserung der Potentialänderungen mit zunehmender Temperatur festgestellt werden. Dies kann auch durch unsere Annahme erklärt werden, denn bei dem CO_2-Gehalt von normaler Luft (0,03%), wie er in meinen Untersuchungen vorliegen dürfte, erfolgt ja bei Temperaturerhöhung keine Zunahme der Photosynthese.

Hierüber führten vor allem Anderson (1944), Verdun und Loomis (1944) und Thomas und Hill (1949) Untersuchungen durch. Sie stellten übereinstimmend fest, dass bei Verwendung von normaler Luft kein signifikanter Effekt der Temperatur auf die Photosynthese auftritt, selbst wenn die Untersuchungen über einen grossen Temperaturbereich durchgeführt werden.

Leider liegen über die Induktionserscheinungen der Photosynthese wenig Untersuchungen an Laubblättern vor, die als Vergleich für meine Untersuchungen herangezogen werden könnten; dennoch können parallele Erscheinungen festgestellt werden.

Über die Geschwindigkeit, mit der sich die konstante Photosyntheserate bei verschiedenen Temperaturen einstellt, kann nur gesagt werden, dass Temperaturerhöhung ein schnelleres Erreichen des Endwertes zur Folge hat (van der Veen, 1960: 682).

Die von mir gefundene Temperaturabhängigkeit, welche die Geschwindigkeit der photoelektrischen Potentialänderungen aufweist, ist vermutlich in der Temperaturabhängigkeit der Induktionsvorgänge der Photosynthese begründet.

Meine Untersuchungen mit intermittierendem Licht zeigen, dass gerade bei den Intervallen die maximal möglichen Potentialänderungen erreicht werden, bei denen keine Auswertung der photosynthetischen Vorgänge erfolgen kann, so dass die Pflanze abstirbt. Beide Beobachtungen sind wahrscheinlich durch dieselbe Erscheinung im Organismus bedingt.

Christ (1955: 523) gibt in seiner Arbeit in einer Abbildung von Potentialverläufen die Abhängigkeit der photoelektrischen Potentialänderungen von der vorhergehenden Dunkeldauer an. Ich habe seine Kurven ausgewertet und in Abbildung 33 graphisch abgebildet. In der gleichen Figur habe ich die Deadaptation der Photosynthese eingezeichnet, wie sie Steemann Nielsen (1942) an *Fucus serratus* feststellte. Der übereinstimmende Verlauf ist überraschend. Während der ersten Phase der schnelleren Deadaptation der Photosynthese findet die Deadaptation der photoelektrischen Erscheinungen statt, und während der zweiten Phase der langsameren Deadaptation der Photosynthese ist fast kein Einfluss der vorhergehenden Dunkelzeit auf die Grösse des Minimalpotentials mehr vorhanden.

Alle diese Übereinstimmungen weisen darauf hin, dass der bei der Photosynthese gemessene CO_2- beziehungsweise O_2-Austausch und die photoelektrischen Potentialänderungen Ausdruck von weitgehend gleichen Vorgängen sind.

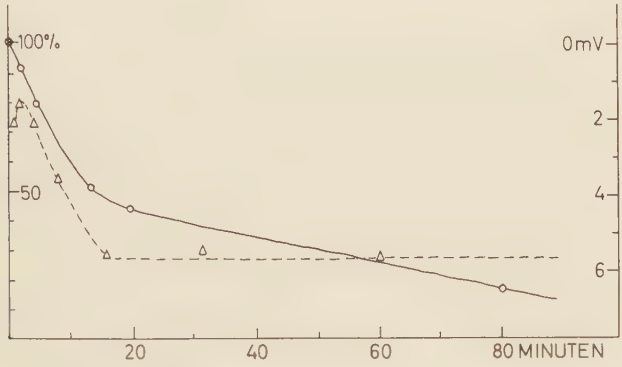


Abbildung 33

Deadaptation der Photosynthese und der photoelektrischen Potentialänderung. Ausgezogene Kurve: Deadaptation der Photosynthese nach Steemann Nielsen (Rate der Photosynthese bei Bestrahlungsbeginn nach verschiedenen Dunkelzeiten, angegeben in Prozent der konstanten Rate bei dauernder Bestrahlung). 2300 Lux, 4,8 °C; unterbrochene Kurve: Deadaptation der photoelektrischen Potentialänderungen (Betrag des Minimalpotentials nach verschiedenen Dunkelzeiten). 850 Lux, 21 °C

Die photoelektrischen Potentialänderungen scheinen jedoch nicht nur Ausdruck von photosynthetischen Vorgängen zu sein, da ein weiteres Pigment wirksame Strahlung im Bereich 600 nm absorbiert und für die Photosynthese kaum von Bedeutung sein dürfte.

Auf welche Weise der deutliche Einfluss der Infrarotstrahlung zu deuten ist, ist nicht sicher. Da die verstärkte Reaktion nur durch eine Absorption aus dem Infrarot erklärt werden kann, handelt es sich hier möglicherweise um diejenigen Pigmente, die als Chlorophyllbegleiter wirken und jenseits von 700 nm absorbieren (Metzner, 1966: 145).

Weiter ist zu berücksichtigen, dass nicht nur Lichtintensitätsänderung, sondern Veränderung verschiedenster Faktoren (S. 108 f.) Potentialänderung hervorruft, so dass neben den lichtbedingten, von der Photosynthese unabhängigen Potentialänderungen auch noch weitere überlagert sind, die nicht in direktem Zusammenhang mit der Photosynthese stehen.

Folgende Beobachtung scheint mir von Bedeutung. Wird der CO_2-Gehalt praktisch auf Null gebracht (Waller, 1929; Christ, 1955) oder wird die Luft durch H_2- oder N_2-Gas ersetzt (Waller, 1929), so ist nicht etwa ein Verschwinden der photoelektrischen Potentialänderungen zu beobachten, sondern die Potentialänderung in negativer Richtung bleibt erhalten oder wird sogar verstärkt, und die Potentialänderung in positiver Richtung liegt ebenfalls vor. Das heisst aber, diese Potentialänderungen können weder durch die Änderung des Säuregrades bei der CO_2-Aufnahme noch durch die Anlagerung des CO_2 an einen Träger und ebensowenig durch den weiteren

Einbau des CO_2 primär bedingt sein. Die Abhängigkeit vom CO_2-Gehalt wäre dann so zu erklären, dass diejenigen Vorgänge der Photosynthese, die durch Einbau des CO_2 chemisch Energie binden, über einem zyklischen Prozess die primär ablaufenden elektrischen Vorgänge, die ja sowohl Dunkel- als auch Lichtprozesse sind, verstärkt ablaufen lassen.

Zusammenfassung

1. Die Messmethode von Christ (1955) wird übernommen. Es werden die Potentialänderungen einer kreisförmigen Blattfläche mit dem Durchmesser etwa 2,4 cm erfasst. Die Potentialmessung erfolgt extrazellulär. Es wird nicht das absolute Potential gegen Erde von diesem Laubblattausschnitt gemessen, sondern es werden lediglich seine auf Bestrahlung hin erfolgenden Potentialänderungen in ihrer Betragsveränderung und ihrem zeitlichen Ablauf untersucht.

2. In Versuchen mit verschiedenen Pflanzenspezies und unter verschiedensten Bedingungen wurde gefunden, dass der Potentialverlauf Charakteristika aufweist, die grundsätzlich unter allen Bedingungen und bei allen assimilierenden Organen vorhanden sind («Grundverlauf», S. 109 ff.).

3. In den Chlorophyllfarbstoffen findet die Absorption von Strahlung statt, die für die photoelektrischen Potentialänderungen besonders wirksam ist; dies wurde durch das Aktionsspektrum im roten Spektralbereich festgestellt. Es zeigt den Zusammenhang mit der Photosynthese. – Ausserdem wird vermutet, dass ein weiteres Pigment beteiligt ist (S. 112–117).

4. Die Grösse der photoelektrischen Potentialänderung steht in Zusammenhang mit der Stärke der photosynthetischen Aktivität. Die Potentialänderungen bei Licht-Dunkel-Wechsel beziehungsweise Dunkel-Licht-Wechsel sind um so grösser, je grösser die Photosyntheserate nach den Induktionsvorgängen ist. Dies wird gezeigt an Herbstblättern (S. 117 ff.), an dem Einfluss der Lichtintensität, an dem Einfluss des CO_2-Gehaltes und an der Unbeeinflussbarkeit durch die Temperatur bei dem CO_2-Gehalt 0,03 % (S. 137 ff.).

5. An Herbstblättern wird experimentell gezeigt, dass der registrierte Potentialverlauf die Summe von verschiedenen elektrischen Vorgängen darstellt.

6. Der Einfluss der Infrarotstrahlung wird untersucht:

   In toten Objekten, wie toten Laubblättern oder Filterpapier, wird durch Bestrahlung Potentialänderung bewirkt, wenn die Strahlung Infrarotlicht enthält.

   Chlorophyllfreie Blütenblätter zeigen bei Mitbestrahlung des Infrarotlichtes beträchtliche Potentialänderungen. Diese können durch Temperaturänderung reproduziert werden, weshalb sie als thermoelektrisch gedeutet werden.

   Chlorophyllfreie, weisse Laubblätter zeigen ebenfalls Potentialänderung bei Mitbestrahlung des Infrarotlichtes. Diese beruhen auf einer Absorption aus dem Infrarot.

   Grüne Laubblätter zeigen bei Mitbestrahlung von Infrarotlicht eine verstärkte photoelektrische Reaktion; dies ist ebenfalls auf eine Absorption aus dem Infrarot zurückzuführen.

7. Untersuchungen mit intermittierendem Licht ergaben folgende Resultate:
   Ursache der photoelektrischen Potentialänderungen sind sowohl Licht- als auch Dunkelprozesse.

   Bei Licht-Dunkel-Wechsel beziehungsweise Dunkel-Licht-Wechsel treten Übergangserscheinungen auf (S. 127 f.).

   Der «Gesamtverlauf» (S. 126 ff.) wird durch die Dunkelzeit vor der Messung und durch die Intervallänge des intermittierenden Lichtes festgelegt.

   Die Beobachtungen in der Anfangsphase bei intermittierender Bestrahlung können durch das gleichzeitige Ablaufen von Licht- und Dunkelprozessen gedeutet werden.

8. Das Ruhepotential sowohl bei Licht als auch bei Dunkelheit wird durch eine Temperaturänderung im Verlauf gleichartig, im Betrage aber verschieden beeinflusst.

9. Die Grösse der photoelektrischen Potentialänderungen ist temperaturunabhängig, die Geschwindigkeit aber, mit der sie durchlaufen werden, ist temperaturabhängig; aus dem exponentiellen Verlauf dieser Temperaturabhängigkeit wird geschlossen, dass unter diesen Bedingungen chemische oder elektrochemische Vorgänge die Geschwindigkeit begrenzen.

10. Aus den Untersuchungen über den Einfluss der Temperatur ergibt sich weiter, dass mindestens zwei zum Teil voneinander unabhängige Prozesse die photoelektrischen Potentialänderungen bewirken.

11. In der Diskussion wird die Frage nach der Beziehung zwischen Photosynthese und photoelektrischen Potentialänderungen erörtert. Der Einfluss der Lichtintensität, des CO_2-Gehaltes und der Temperatur ist nach den bis jetzt vorliegenden Untersuchungen für die photoelektrischen Potentialänderungen und für die Photosynthese gleich. Parallele Gesetzmässigkeiten zwischen Induktionserscheinungen der Photosynthese und den photoelektrischen Potentialänderungen werden aufgezeigt. Aus der Tatsache, dass die Potentialänderungen auch in CO_2-freier Luft stattfinden, wird gefolgert, dass die verantwortlichen Licht- und Dunkelprozesse primär mit denjenigen Vorgängen der Photosynthese zusammenhängen dürften, die unabhängig von der Aufnahme und dem Einbau des CO_2 stattfinden.

Die vorliegende Arbeit wurde im Botanischen Institut der Universität Basel unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. M. Geiger-Huber ausgeführt. Für sein Interesse und die grosszügige Unterstützung möchte ich ihm herzlich danken.

Anderson G. 1944. Gas change and frost hardening studies in winter cereals. Diss. Lund.
Bose Ch. 1907. Comparative Electrophysiology. London.
Christ R. 1955. Untersuchungen über den photoelektrischen Effekt bei *Pelargonium zonale* (L.) Aiton. Ber. Schweiz. Bot. Ges. **65**, 387–426 (Diss. Basel).
Gabrielsen E.K. 1960. Lichtwellenlänge und Photosynthese. Handbuch der Pflanzenphysiologie V/2, 49–78.
— 1960. Beleuchtungsstärke und Photosynthese. Handbuch der Pflanzenphysiologie V/2, 27–48.
Gaffron H. 1960. Energy Storage: Photosynthesis. Plant Physiology, Vol. IB. Hrsg. F.C.Steward.
Garner W.W. und H.A.Allard. 1931. Effect of abnormally long and short alterations of light and darkness on growth development of plants. Journ. Agr. Res. **42**, 10, 625–650.
Gilbert N. 1966. Elektrische Potentiale lebender Zellen. In: Die Zelle, Struktur und Funktion, S. 306–328. Hrsg. H. Metzner, Stuttgart.
Haake O. 1892. Über die Ursache elektrischer Ströme in Pflanzen. Flora **75.**
Klein B. 1898. Zur Frage über elektrische Ströme in Pflanzen. Ber. Dtsch. Bot. Ges. **16**, 335 f.
Metzner H. 1951. Elektrochemische Messungen an ungereizten Pflanzenzellen. Planta **38**, 605–647.
— 1966. Photochemische Aktivität isolierter Chloroplasten. Die Naturwissenschaften **53**, 141–150.
Mohr H. und G.Schoser. 1960. Eine mit Xenonbögen ausgerüstete Interferenzfilter-Monochromatoranlage für kurzwellige, sichtbare und langwellige ultraviolette Strahlung. Planta **55**, 143–153.
— 1959. Eine Interferenzfilter-Monochromatoranlage für photobiologische Zwecke. Planta **53**, 1–17.
Parkinson K.J. 1966. Bioelectric potential of intact green plants. J. Exp. Bot. **17** (51), 297–308 und 309–315.
Rabideau G.S., C.S.French und A.S.Holt. 1946. The absorption and reflection spectra of leaves, chloroplast suspensions and chloroplast fragments as measured in an Ulbricht sphere. Amer. J. Bot. **33**, 769–777.
Rabinowitch E.J. 1951. Photosynthesis and related processes. Vol. II, Part 1. Interscience publishers, New York.
Rosene H.F. und E.J.Lund. 1953. Bioelectric field and correlation in plants. In: Growth and differentiation in plants, S. 219–252. Hrsg. W.E.Loomis. Iowa State Coll. Press, Ames.
Schilde C. 1966. Zur Wirkung des Lichtes auf das Ruhepotential der grünen Pflanzenzelle *(Acetabularia)*. Planta **71**, 2, 184–188.
Seybold A. und A.Weissweiler. 1942a. Spektrophotometrische Messungen an grünen Pflanzen und an Chlorophyllösungen. Bot. Arch. Leipzig **43**, 252–290.
Shull Ch.A. 1929. A spectrophotometric study of reflection of light from leaf surfaces. Bot. Gaz. **87**, 583–607.
Steemann Nielsen E. 1942. Der Mechanismus der Photosynthese. Dansk Bot. Ark. **11**, 2, 1–93.
Tauc L. 1950. L'effet photoélectrique étudié sur l'épicotyle de *Vicia faba*. Société de biologique, Comptes rendus **144**, 647–648.
Thomas M.D. und G.R.Hill. 1949. Photosynthesis under field conditions. In: J.Franck und W.E.Loomis: Photosynthesis in plants, S. 19–52. Iowa State Coll. Press, Ames.
Veen R. van der. 1960. Induction phenomena. Encyclopedia of Plant Physiology V/1, 675–688.
Verduin J. und W.E.Loomis. 1944. Absorption of carbon dioxide by maize. Plant Physiology 19, 278–293.
Waller A.D. 1900. Action électromotrice des feuilles vertes sous l'influence des lumières rouge, bleue et verte. Comptes rendus Soc. Biol. **52**, 1093–1095.
— 1900. The electrical effects of light upon green leaves. Proc. Roy. Soc. vol., lxii, p. 129–137.
Waller J.C. 1929. Towards an interpretation of the photoelectric currents of leaves. The new Phytologist **28**, 291–302.
— 1925. Plant electricity. Ann. Bot. **39**, 517.
— 1924. On the fluctuations of potential in green leaves under the influence of light. Journ. Physiology, vol. lvii, p. 38–39.

Curriculum vitae

Am 7. August 1941 wurde ich, Anna Katharina Ilse Werner, als Tochter des Landwirts Emil Werner aus Weissenschirmbach (Deutschland) und der Eva geb. Gebhardt in Halle/Saale geboren.

In Weissenschirmbach besuchte ich die Volksschule. Dann folgten neun Jahre am Hans-Thoma-Gymnasium in Lörrach, die ich 1961 mit der Reifeprüfung (Typus B) abschloss.

Im Sommersemester 1961 immatrikulierte ich mich an der Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Basel, mit der Absicht, Botanik als Hauptfach zu studieren.

Nachdem ich in den Fächern Physik, Mathematik und physikalische Chemie die Nebenfachexamina bestanden hatte, begann ich im Sommer 1964 mit der vorliegenden Dissertation unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. M. Geiger-Huber.

Während meiner Studienzeit besuchte ich die Vorlesungen und Kurse folgender Professoren und Dozenten: R. Conzelmann, P. Diehl, M. Eichler, H. Erlenmeyer, E. Fink, M. Geiger-Huber, H. Huber, P. Huber, W. Kuhn, E. Miescher, W. Muschg, A. Portmann, H. A. Salmony, P. Schmid, P. Striebel, M. Thürkauf, H. Zoller.

Meinen verehrten Lehrern spreche ich an dieser Stelle meinen besten Dank aus.